ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

10

ОКТЯБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера К. Л. Виноградова

Зав. редакцией *Е. Б. Смирнова.* Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *Ф. Я. Петрова*

Изготовление оригинал-макета ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

Сдано в набор 12.07.93. Подписано к печати 05.10.93. Формат $70 \times 100^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9.75.
Усл. кр.-отт. 10.23. Уч.-изд. л. 11.1. Тираж 1334. Тип. зак. 278. С 583.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.524.31

В. И. Василевич

НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ [1]

V. I. VASILEVICH. SOME NEW TRENDS IN THE VEGETATION DYNAMICS STUDY

Дан обзор работ по изучению динамики растительности, выполненных за последние 20 лет. Основное внимание уделено теории циклической динамики, которая существенно меняет представления о климаксовой растительности. Согласно этой теории, климаксовые сообщества существуют в виде мозаики пятен, находящихся на разных стадиях сукцессии. Рассмотрены три модели механизмов сукцессии и гипотеза смены ограничивающих факторов в ходе сукцессии. Уделено внимание работам по математическому моделированию динамики растительности и использованию марковских цепей для ее описания.

В современной фитоценологии проблемам динамики растительности уделяется очень большое внимание. Но сегодня центр интересов исследователей лежит не в области разработки классификации сукцессий или в описании конкретных рядов смен растительности в зависимости от местообитаний и географического положения. Основное, что сейчас интересует геоботаников, — это механизмы сукцессии, т. е. выявление свойств видов, за счет которых происходит их смена, роли в сукцессиях внутривидовых и межвидовых взаимоотношений и, конечно, условий местообитания.

Согласно господствующим на Западе взглядам F. Clements (1916), а у нас в стране — В. Н. Сукачева (1926, 1952), эндогенные сукцессии осуществляются в результате того, что растения первой стадии сукцесии, заселяющие обнаженный субстрат, видоизменяют среду сообщества так, что она становится благоприятной для поселения растений следующей стадии, а те в свою очередь вновь готовят среду для поселения других растений, и так продолжается до тех пор, пока растительность не достигнет стабильного, климаксового состояния. Примеры таких сукцессий можно найти во всех сводках по общей геоботанике.

В 70-е годы появилось несколько работ, в которых авторы, не отрицая классических взглядов на сукцессию, высказали и обосновали более широкий подход к объяснению механизмов сукцессии. W. Drury, I. Nisbet (1973) подвергли сомнению общепринятое положение о том, что каждый вид изменяет среду таким образом, что она становится более благоприятной для успешного роста других видов. Если определенное число видов поздних стадий сукцессии присутствует как всходы и подрост, то возникают сомнения, как считают эти авторы, в необходимости ранних стадий для изменения среды. По их мнению, растения должны бы, скорее, выделять продукты, способствующие росту растений своего вида, а не видоизменять местообитание так, чтобы облегчить рост конкурирующих с ними видов. Аутотоксикация представляет собой редкое исключение. Возрастание числа видов в ходе сукцессии объясняется просто различными возмож-

[1] Статья представляет собой переработанный вариант доклада на Совещании РБО «Факторы и механизмы смен растительности» (март—апрель, 1992, Санкт-Петербург).

ностями их распространения. Большинство явлений сукцессии может быть понято как результат дифференциальных роста, выживания и распространения видов.

Главная заслуга Drury и Nisbet состоит в том, что они первыми обратили внимание на то, что многие явления сукцессии можно объяснить, не прибегая к таким сложным для изучения процессам, как преобразование среды и взаимоотношения между видами, а исходя из довольно простых биологических свойств видов: семенной продуктивности и способности семян к распространению, скорости роста, продолжительности жизни, высоты и т. п. Однолетники неизбежно сменяются многолетниками, так как многолетнее растение захватывает площадь 1 раз на много лет, а однолетники вынуждены совершать это ежегодно. Травы неизбежно сменяются деревьями и кустарниками в тех условиях, где последние могут расти, так как, превзойдя по высоте травяной покров, они получают преимущества в конкуренции за свет на продолжительное время.

Несколько позднее J. Connell и R. Slatyer (1977) сформулировали свои представления о трех моделях сукцессии.

1. Модель способствования (facilitation model). Пионерные виды изменяют среду так, что она становится благоприятной для видов более поздних стадий сукцессии. Смены продолжаются до тех пор, пока поселившийся вид уже не модифицирует среду так, чтобы обеспечить внедрение других видов.
2. Модель нейтральности (tolerance model). Изменения среды первопоселенцами не меняют условий для роста и развития любых видов. Позднее появляющиеся виды просто позднее попадают в сообщество или медленнее растут. Последовательность видов определяется лишь их биологическими особенностями. В конце сукцессии доминируют наиболее толерантные виды.
3. Модель торможения (inhibition model). Виды первых стадий препятствуют внедрению видов последующих стадий. Они появляются лишь тогда, когда виды первых стадий ослаблены или погибли. Так как виды первых стадий обычно короткоживущие, они постепенно замещаются долгоживущими видами последующих стадий.

Модель способствования соответствует классическим клементсовским взглядам на сукцессию (van Hulst, 1978; Turner, 1983); модель нейтральности имеет в своей основе индивидуалистическую концепцию H. Gleason (1917, 1926, 1939), хотя четко она была сформулирована лишь Drury и Nisbet (1973). Принципиально новой является модель торможения, но и торможение не отрицалось Clements.

Работа Connell и Slatyer (1977) произвела большое впечатление на геоботаников. Она способствовала возрастанию интереса к изучению механизмов сукцессии. Но при анализе конкретных материалов очень быстро выявились трудности, которые возникают при использовании этих моделей для объяснения реально протекающих сукцессий. Прежде всего, наблюдая тем или иным способом протекание конкретных сукцессий, эти модели различить невозможно (van Hulst, 1979a). В любом случае в ходе сукцессии происходят смены доминирующих видов. Возможно, что эти модели должны различаться по скорости смены одних видов другими, но установить различия в скорости очень сложно.

Более того, ряд авторитетных исследователей динамики растительности пришли к выводу, что три модели сукцессии — слишком большое упрощение и все три процесса могут действовать в одно время (Christensen, Peet, 1981; Austin, 1981). Эти модели можно различить только в эксперименте и только для пары видов; в многовидовой сукцессии один из ранних видов может способствовать внедрению более поздних видов, а другой — тормозить его (Quinn, Dunham, 1983; Pickett et al., 1987). Действительно, убедительные примеры способствования и торможения были получены в последние годы только в экспериментальных работах.

Косвенным аргументом против широкого распространения модели способствования может служить то, что большая часть видов, в том числе и видов средних и поздних стадий сукцессии, появляется очень рано в ходе сукцессии, в первые годы после вырубки, пожара или другого катастрофического нарушения растительного покрова. Это неоднократно отмечали геоботаники (Ash, Barkham, 1976; Harcombe, 1977; Pickett, 1982; Schmidt, 1983; Halpern, 1989; Clebsch, Busing, 1989; Zobel, 1989). В то же время нельзя отрицать роль разной скорости распространения зачатков, когда виды с тяжелыми семенами, переносимыми животными, появляются позднее в ходе сукцессии (Horn, 1974; Christensen, Peet, 1981).

За последние годы были получены многочисленные примеры способствования. Так, например, в приморских маршах Новой Англии *Spartina patens* и *Distichlis spicata* способствуют поселению *Juncus gerardii*, так как эти виды снижают засоление почвы. *Juncus gerardii* имеет конкурентные преимущества перед этими видами и постепенно их вытесняет, так как его побеги появляются значительно раньше — в феврале, а у *Spartina patens* и *Distichlis spicata* — только в мае (Bertness, 1991).

В сообществах каменистой литорали во время зимних штормов образуются открытые участки, которые в мае зарастают *Ulva*. В октябре *Ulva* замещается видами средней стадии сукцессии — красными водорослями. Далее они замещаются *Phyllospadix scouleri*, семена которого прорастают только на водорослях. Они лучше задерживаются на сильно ветвящихся водорослях, которые предохраняют семена *Phyllospadix* от высыхания. Это пример облигатного способствования в сукцессии (Turner, 1983).

Для появления всходов деревьев голый грунт часто оказывается неподходящим местом; покров из пионерных видов деревьев или высоких трав создает для них более благоприятные условия (Walker, 1981; Werner, Harbeck, 1982).

Были найдены также убедительные примеры торможения. *Ambrosia artemisiifolia* тормозит дальнейшее развитие растительности на залежи (Armesto, Pickett, 1986); *Poa annua*, заселяя пятна голого грунта, образует подстилку, которая препятствует появлению всходов *Senecio vulgaris* и *Capsella bursa-pastoris* (Bergelson, 1990). Это также пример торможения, хотя все эти виды характеризуют одну стадию сукцессии.

О сравнительной роли этих трех моделей в динамике растительности вообще или в пределах отдельных регионов и типов растительности пока ничего определенного сказать нельзя. D. Botkin (1981), работая с предложенной им математической моделью динамики лесной растительности JABOWA, пришел к выводу, что пионерные виды тормозят развитие климаксовых, а модель способствования нет оснований привлекать для объяснения лесной сукцессии. В. С. Ипатов (1990) считает, что эдификаторы трансформируют среду в сторону, благоприятную для себя. Тем самым торможение признается основным механизмом сукцессии. Правда, Ипатов тут же пишет, что виды последующих стадий требуют для своего произрастания на первых этапах развития подготовленной предшествующими видами среды, а это уже соответствует модели способствования.

К гипотезе трех моделей сукцессии мы еще вернемся, рассмотрев некоторые иные направления в их изучении, что поможет более ясно понять, каким путем осуществляются сукцессии.

D. Tilman (1985) предложил гипотезу изменения соотношения ресурсов как основного фактора, определяющего ход сукцессии. Предполагается, что каждые 2 вида отличаются друг от друга таким образом, что вид, более конкурентоспособный по одному ресурсу, менее конкурентоспособен по другому. Если существует отрицательная корреляция в изменении поступления ресурсов во времени (один уменьшается, а другой возрастает), то происходит замещение одного вида другим. Это предполагает, что относительная скорость поступления ресурса может контролировать сукцессию. Каждый вид превосходит по конку-

рентоспособности все остальные при определенном соотношении ресурсов. Это очень жесткое предположение Tilman, выполнение которого должно приводить к строго детерминированной последовательности доминирующих видов в ходе сукцессии.

Tilman считает, что очень часто ограничивающими ресурсами в наземных растительных сообществах являются азот и свет для всходов. В ходе сукцессии за счет разложения органических остатков возрастает содержание азота в почве, увеличивается биомасса и падает освещенность на поверхности почвы. Естественно, что такую смену факторов можно ожидать лишь в ходе сукцессий, начинающихся на бедных почвах. Tilman занимался проверкой своей гипотезы на залежах на бедных песчаных почвах в штате Миннесота (США). Он нашел, что на залежах в возрасте от 1 до 60 лет увеличивается содержание азота в почве и в растениях. Содержание общего азота в почве возрастает от 357 до 870 мг/кг (Inouye et al., 1987). С возрастом залежи увеличивается доля видов, морфология которых обеспечивает повышенную конкурентоспособность за ограниченные почвенные ресурсы: увеличивается доля подземных органов в биомассе, падает доля листьев, стеблей, генеративных органов, но конкуренция за свет не играет в этой сукцессии большой роли (Gleeson, Tilman, 1990). Tilman (1986) нашел положительную корреляцию между появлением видов в ходе сукцессии и эффективностью поглощения азота растениями. Он провел ряд экспериментальных работ по выявлению отношения ряда травянистых видов к содержанию азота в почве (Inouye, Tilman, 1988; Tilman, Weddin, 1991; Wilson, Tilman, 1991), но не нашел четких подтверждений смены ограничивающих ресурсов в ходе сукцессии.

К настоящему времени стало совершенно очевидно, что виды ранних стадий сукцессии (пионерные виды) и виды поздних стадий сукцессии сильно отличаются друг от друга по своим эколого-биологическим характеристикам. На первых стадиях сукцессии преобладают однолетники и малолетники, характеризующиеся высокой семенной продуктивностью и способностью к распространению семян на большие расстояния, высоким репродуктивным усилием (долей биомассы в генеративных органах), высокой скоростью роста, высоким светолюбием и низкой конкурентоспособностью. На поздних стадиях сукцессии и в климаксовых сообществах преобладают виды с высокой продолжительностью жизни, производящие относительно малое количество крупных семян, отличающиеся более медленным ростом, большей теневыносливостью и большей конкурентоспособностью (Harcombe, 1977; Newell, Tramer, 1978; van Hulst, 1978, 1979a; Kellman, 1980; Finegan, 1984; Lepš, 1987; Tilman, Weddin, 1991).

Геоботаников давно интересовал вопрос о том, каким образом поддерживается стабильность климаксовых растительных сообществ на протяжении ряда поколений доминирующих видов. Ранее (Becking, 1968) высказывалось предположение, что климаксовые сообщества для их сохранения должны подвергаться постоянным слабым нарушениям, но серьезная работа в этом направлении началась лишь в конце 70-х годов. Этот процесс замещения растений в стабильных сообществах впервые описал A. Watt (1947). Он показал, что клоны *Pteridium aquilinum* и особи *Calluna vulgaris* проходят в течение своего жизненного цикла четыре фазы: 1) пионерную, 2) построения, 3) зрелую, 4) дегенерации. При наступлении фазы дегенерации растение отмирает и замещается растениями другого вида. Эти растения могут быть вытеснены в фазе построения вновь появившейся особью первого вида. Теория Watt по существу давала описание микросукцессий, связанных с жизненными циклами растений.

Работы Watt долгое время не привлекали серьезного внимания геоботаников, хотя ссылки на них время от времени появлялись в геоботанических работах.

С начала 80-х годов резко возрастает число работ, посвященных изучению циклической динамики в лесных сообществах (см. Коротков, 1991). Было убедительно показано, что леса во всех типах местообитаний и во всех природных зонах регулярно повреждаются пожарами, штормовыми ветрами, вызывающими

ветровалы и буреломы. В результате этих нарушений возникают в древостое «окна» (gaps), размеры которых варьируют от нескольких квадратных метров до сотен и тысяч гектаров. В разных условиях интенсивность нарушений различна, но все же везде она достаточно велика. Среднее время оборота пожаров для хвойных лесов тихоокеанского северо-запада США — 95—430 лет (Franklin, Hemstrom, 1981; Spies, Franklin, 1989); в сухих областях Канады оборот пожаров в хвойных лесах — 50—100 лет (Heiselman, 1981); в лесах Аляски средняя повторяемость пожаров — 70 лет (Cottam, 1981). Не менее интенсивно повреждают леса и штормы: интервал нарушений древостоев ураганами в лесах востока Северной Америки — 50—200 лет (Foster, 1988a), в Новой Англии (в более узком районе) ураганы повреждают леса каждые 20—40 лет, а катастрофические штормы — каждые 100—150 лет (Foster, 1988b).

В результате этого ежегодно на определенной части площади лесов возникают окна. В лесу с доминированием *Fagus grandifolia* и *Acer saccharum* (это климаксовые виды) окна образуются ежегодно на 1% площади (Moore, Vankat, 1986); в лесах на востоке США скорость образования окон — 1.2—1.7% площади в год (Runkle, 1982); в лесах из *Fagus crenata* в Японии окна ежегодно образуются на площади 41—82 $м^2$/год на 1 га (Nakashizuka, 1987). В низинных тропических лесах скорость замещения деревьев составляет до 1% деревьев в год (Hartshorn, 1980); в лесах южных Аппалачей скорость образования нарушений — 1.08% площади в год (Runkle, Yetter, 1987).

Все это приводит к тому, что средний возраст деревьев во всех лесах оказывается невысоким. Средняя продолжительность жизни деревьев в тропическом лесу на о-ве Барро Колорадо (Панамский канал) составляет 45 лет (Hartshorn, 1980), что хорошо соответствует среднему времени оборота окон в тропическом лесу — 53 года (Martínez-Ramos et al., 1988). По данным D. Foster (1988b), в лесах Новой Англии хвойные сообщества разрушаются полностью в возрасте 30 лет, а лиственные — в 70 лет. По другим оценкам, скорость оборота окон более благоприятна для развития леса: так, в лесах из *Picea rubens* и *Abies balsamea* средний срок оборота окон — 303 года (Foster, Reiners, 1986), оборот мелких окон в лесах северо-запада США из *Pseudotsuga menziesii* и *Tsuga heterophylla* — 100—200 лет, а для умеренных лиственных лесов средний оборот окон — 100—278 лет (Collins, Pickett, 1988).

На краях образовавшихся окон увеличивается вероятность падения деревьев, которые падают преимущественно в окна и могут мешать их зарастанию (Young, Hubbell, 1991).

Таким образом, все леса находятся в состоянии непрерывных и довольно интенсивных нарушений. Большая часть деревьев не достигает предельной продолжительности жизни, и наши представления о климаксовом сообществе, где деревья-великаны спокойно доживают свой век в условиях стабильного климата, — лишь одна из иллюзий старой фитоценологии. В этих условиях климакс становится метафизической концепцией, считает G. Cottam (1981). Он отмечает, что в хвойных лесах тихоокеанского побережья США пожары повторяются через 400—500 лет, а средняя продолжительность жизни секвойи — 1000 лет.

Конечно, все эти оценки скорости образования окон, оборота пожаров, повторяемости ветровалов и буреломов не могут быть очень точными. В горах Грит Смоки J. Runkle (1982, 1989) определил скорость замещения деревьев в 1% в год, а L. Barden (1989) — в 0.4%. Эти различия определяются разным пониманием окна. Runkle считал, что окно заполнилось и прекратило свое существование при высоте деревьев 10—20 м, а Barden — при высоте 18—30 м. Средняя продолжительность существования окна определена у Runkle в 8, а у Barden — в 20 лет. Окна быстро заполняются за счет предварительного возобновления.

На участках, где образовались окна, меняется световой режим, устраняется конкуренция со стороны корневых систем выпавших деревьев, и в результате этого начинается сукцессия. Эта сукцессия пойдет по-разному в зависимости от

целого ряда обстоятельств. Прежде всего ход сукцессии зависит от характера нарушений. Низовой пожар может уничтожить моховой и травяно-кустарничковый ярусы, подстилку и молодой подрост, но оставить без существенных повреждений древесный ярус. Окон при этом не образуется, но создаются более благоприятные условия для возобновления древесных пород. Так, возобновляется сосна в сосняках России (Зябченко, 1984), *Pinus contorta* и *Picea engelmannii* — в США, пик возобновления которых приходится на первые 5 лет после пожара (Johnson, Fryer, 1989). В лесах из *Pinus strobus* возобновление идет непрерывно в ответ на некатастрофические нарушения (ветровалы и низовые пожары), в результате чего создаются разновозрастные насаждения (Quinby, 1991). Далеко не все виды способны создавать разновозрастные древостои.

При буреломах ствол ломается на некоторой высоте над поверхностью почвы, но нижние ярусы и почва не повреждаются. Серьезно может пострадать только подрост. При ветровалах выворачивается из почвы корневая система и образуется пятно голого грунта. Это принципиально разные ситуации для дальнейшего развития нижних ярусов и подроста. К сожалению, обычно в работах по динамике растительности в окнах дается лишь суммарная оценка интенсивности ветровалов и буреломов. T. Nakashizuka (1989) нашел, что в лесах из *Fagus crenata* и *Abies homolepis* в Японии почва нарушается ежегодно на площади 2.4—4 8 $м^2$/га в год, а формирование окон без нарушения почвы не вызывает увеличения обилия подроста пионерных видов. В коренных ельниках Кологривского леса (Костромская обл.) оборот вывалов составляет около 1000 лет (Коренные темнохвойные ..., 1988).

Большое значение имеют размеры окон, а также их ориентация по странам света и форма. Мелкие окна образуются в результате выпадения одного дерева, а крупные — после выпадения большой группы деревьев. Границу между мелкими и крупными окнами каждый автор проводит по-своему. Была выявлена одна общая закономерность: чем крупнее окна, тем реже они встречаются (Miles, 1974; Runkle, Yetter, 1987; Brokaw, Scheiner, 1989; Lorimer, 1989).

Старые окна, заросшие деревьями, не всегда легко выявить. Для этих целей R. Duncan и G. Stewart (1991) использовали вычисление автокорреляции возраста деревьев при разных расстояниях между ними. Таким путем они выявили одновозрастные пятна, но в ряде случаев эти пятна значительно перекрываются на площади.

Существует определенный нижний предел площади окна, при котором существенно меняется световой режим и создаются условия для возобновления древесных пород. В бореальных лесах лишь окна, образующиеся от падения группы деревьев, создают условия для возобновления и роста светолюбивых видов (Prentice, Leemans, 1990; Fulton, 1991). Критический размер окон — 400—1000 $м^2$. В. А. Алексеев (1975) считает, что вывал одного дерева не улучшает достаточным образом световой режим в окне. Но, по данным C. Canham (1989), увеличение относительной освещенности на 1—2% достаточно для стимуляции роста подроста *Acer saccharum* и *Fagus grandifolia.*

Световой режим гораздо более благоприятен в центре окна, чем на его краях. Окна оказывают влияние и на освещенность прилегающих к ним участков под кронами деревьев. Большинство точек под пологом леса оказываются промежуточными по освещенности (Lieberman et al., 1989). Принятое деление: крупные окна, мелкие окна, ненарушенный лес (это необходимое для исследования упрощение).

Образовавшиеся окна начинают зарастать. Мелкие окна могут заполняться за счет горизонтального роста крон соседних деревьев (Lorimer, 1989; Whitemore, 1989). В результате этого заполняется около 2% площади окон в год (Runkle, 1982). По данным Runkle и Yetter (1987), разрастание крон в сторону окна достигает 18 см в год.

Окна заполняются главным образом за счет подроста предварительного возобновления и подроста, появившегося в первые годы после образования окон (Nakashizuka, 1987; Barden, 1989; Connell, 1989). Геоботаники, работавшие в лесах самых разных регионов, пришли к заключению, что большинство древесных видов нуждаются в том, чтобы над ними образовалось окно, для того чтобы дерево могло нормально развиться и выйти в первый ярус древостоя (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos et al., 1989; Runkle, 1989; Schupp et al., 1989).

Подрост *Picea abies* может существовать под пологом ельника до 40 лет, но затем отмирает (Факторы регуляции ..., 1983). Подрост *Fagus grandifolia* может жить в тени до 100 лет, а подрост *Acer saccharum* — до 20 лет (Poulson, Platt, 1989).

Успешность возобновления и роста какого-либо вида определяется размерами окон и освещенностью. Теневыносливые климаксовые виды могут возобновляться и успешно расти в мелких окнах, а светолюбивые пионерные виды нуждаются для своего возобновления в более крупных окнах (Knight, 1975; Denslow, 1980; Gómez-Pompa, Vázquez-Yanes, 1981; Stewart, 1986; Foster, 1988a; Brokaw, Scheiner, 1989; Canham, 1989; Veblen, 1989; Whitemore, 1989).

J. Denslow (1980) считает, что репродуктивные стратегии тропических деревьев укладываются в три категории: 1) виды крупных окон, 2) виды мелких окон, 3) виды нижних ярусов леса. В тропических лесах возможности возобновления светолюбивых видов невелики, и число теневыносливых видов там гораздо больше (Brokaw, Scheiner, 1989). H. Shugart (1984) для моделирования сукцессий в окнах подразделил все виды на четыре «роли»: 1) требующие больших окон для возобновления, растущие быстро до больших размеров и быстро отмирающие; 2) не требующие окон для возобновления, но создающие окна после отмирания; 3) не производящие окон после отмирания, но нуждающиеся в окнах для возобновления; 4) не требующие окон для возобновления и не дающие окон после отмирания.

Таким образом, теневыносливые виды получают достаточно света для ускорения роста уже в мелких окнах, а светолюбивые виды в таких окнах еще не могут успешно произрастать. В мелких окнах сукцессия может идти и без смены древесных пород. В крупных окнах создается иная обстановка. Там преимущества в росте получают светолюбивые пионерные виды, которые быстро заполняют окно за счет последующего возобновления, а имевшийся подрост теневыносливых климаксовых видов может отстать от них в росте. В этом случае сукцессия начинается с более ранней стадии и идет со сменой пород. Runkle и Yetter (1987) считают, что для выхода в первый ярус теневыносливому, медленно растущему виду может потребоваться два последовательных эпизода образования окна.

Возраст окон, точнее время, прошедшее с момента образования окна, определяют по состоянию упавших стволов деревьев, степени их разложения. Таким путем удается датировать окна до возраста 80—100 лет. В тропическом лесу на о-ве Барро Колорадо (Панамский канал) возраст вывалов определяли по обильной в подлеске пальме *Astrocarium mexicanum*. После того как на нее упадет дерево, она изгибается и продолжает расти. По длине ствола после изгиба оценивается время, прошедшее с момента его повреждения. Отдельные стволы могут иметь до четырех изгибов (Martínez-Ramos et al., 1988).

В окнах, особенно крупных, в первые годы после образования окна может развиться сомкнутый травяной ярус, который сильно мешает появлению всходов и росту молодого подроста. На это указывал В. Г. Мишнёв (1986) для буковых лесов Крыма. В этой ситуации возрастает роль предварительного возобновления, превышающего по высоте травяной ярус, а это, как правило, подрост теневыносливых видов.

Довольно интенсивное возобновление окон приводит к тому, что любой лесной массив оказывается состоящим из мозаики пятен, имеющих разный сук-

цессионный возраст. Но если усреднить характеристики по большой площади, по большому числу пятен, то массив в целом может оказаться в стабильном состоянии. Если скорость образования окон постоянна (правда, сомнения в этом высказываются; см. Martínez-Ramos et al., 1988), то могут неопределенно долго сохраняться соотношения пятен разного возраста, соотношения в обилии древесных пород, возрастная структура популяций и т. п. Таков лесной климакс по современным представлениям.

Американские геоботаники при анализе такой динамики рассматривают две пространственные категории — пятно (patch) и ландшафт (landscape) (White, 1979), но никакой экологической дифференциации на типы леса, типы местообитаний обычно не проводят. А. Б. Георгиевский (1992) показал, что в разных типах еловых лесов скорость оборота окон различается весьма сильно. Вероятно, этим и объясняется то, что стабильность структуры ландшафта во времени пока не удалось продемонстрировать (Baker, 1989).

Следует иметь в виду, что все вышесказанное относится к естественной динамике лесной растительности. Предполагается, что пожары, ветровалы и буреломы — это естественные факторы, испокон веков воздействующие на лес. Во всех этих построениях намеренно не учитывается мощный антропогенный фактор — рубки, оборот которых в большинстве лесов составляет 80—100 лет. Геоботаники обычно имеют дело с сильно преобразованными лесами, но пытаются представить естественную динамику лесов.

В связи с этим большое внимание в решении этой проблемы уделяется математическому моделированию лесных сукцессий, с помощью которого дается описание динамики леса на протяжении нескольких столетий. За последние десятилетия был разработан ряд моделей, в которых рассматриваются рост в высоту и изменения биомассы деревьев в зависимости от высоты соседних деревьев и освещенности, содержания элементов минерального питания в почве и т. п. (Shugart et al., 1981; Shugart, 1984; Tongeren, Prentice, 1986; Harrison, Shugart, 1990; Prentice, Leemans, 1990; Frelich, Lorimer, 1991; Bossel et al., 1991).

Как результат конкуренции за свет и элементы минерального питания модели описывают дифференциацию деревьев по высоте и биомассе, изреживание древесного яруса. В моделях учитывается или предельный возраст дерева, когда оно отмирает, или увеличение вероятности его выпадения от буреломов и ветровалов при увеличении возраста и высоты. Таким образом моделируется смена древесных видов в ходе сукцессии. В моделях, естественно, учитываются те знания о лесных сукцессиях, которые получены геоботаниками, и демонстрируется смена быстро растущих, но менее долговечных светолюбивых пионерных видов медленно растущими и теневыносливыми климаксовыми видами. После их выпадения сукцессия повторяется. В ряде моделей была показана относительная стабилизация состава леса за несколько поколений.

Каждая модель содержит большое число параметров, точные значения которых для моделируемых видов и сообществ неизвестны. Меняя значения этих параметров и сравнивая результаты, можно получить представление о значимости тех или иных параметров в изучаемом процессе и о реально допустимых их значениях.

Сложность моделирования динамики растительности связана с тем, что реалистичная модель должна включать в себя большое число параметров, многие из которых или вовсе не оценены для конкретных видов, или об их значениях мы имеем весьма приблизительное представление.

Теория циклической динамики растительности была разработана Watt для недревесных видов, и лишь через 30 лет она была распространена и на деревья (White, 1979). Можно считать, что она справедлива для любых типов растительности, для сообществ, образованных растениями любых жизненных форм. Но, естественно, в зависимости от жизненной формы реальный ход такой динамики может быть различным.

В травяных сообществах наблюдать динамику в окнах значительно сложнее, так как площадь, занимаемая одним растением, гораздо меньше площади, занимаемой деревом. Травянистые растения обычно не отмирают мгновенно, как деревья во время штормов или пожаров, а часто достигают сенильного состояния, постепенно снижая жизненность и освобождая занимаемую площадь. Освобождающаяся площадь очень быстро заполняется за счет вегетативного разрастания соседних растений. Окна, подобные тем, что имеются в лесах, в травяных сообществах не образуются. Генеративное возобновление в сомкнутых травяных сообществах, как правило, идет очень плохо. Так же как в лесу, нужны какие-то нарушения сообщества, чтобы могла начаться микросукцессия. Эти нарушения в травяных сообществах (на лугах и в степях) постоянно возникают в результате деятельности животных: участки голого грунта возникают вокруг нор, на пороях кабана, в результате чрезмерного выпаса и т. п.

В последние годы был проведен ряд исследований таких сукцессий, показавший, что при зарастании обнаженных участков имеют преимущество виды, семена которых могут распространяться на относительно большое расстояние (Spatz, Mueller-Dombois, 1975; Pratt, 1975; Hobbs, Hobbs, 1987). Были изучены также циклические смены в субальпийских пустошах Австралии (Williams, Ashton, 1988), в чапаррали (Zedler, 1981), в пустошах Европы (Barklay-Estrup, Gimingham, 1969; Miles, 1974).

Были проведены также экспериментальные исследования, заключающиеся в том, что искусственно создавали участки голого грунта различных размеров, срезая надземные органы или перекапывая почву на определенную глубину. Эти работы показали, что в нарушенной растительности возобновление обычно не идет, а размеры нарушенных участков оказывают заметное влияние на приживаемость ряда видов (Gross, Werner, 1982; Goldberg, 1987; McConnaughay, Bazzaz, 1987; Klinkhamer, de Jong, 1988).

В последние 10—15 лет значительно возрос интерес к изучению сукцессий с помощью марковских цепей. Для того чтобы построить марковскую цепь, нужно выделить какие-то дискретные состояния растительности (например, доминирование на площадке определенного вида) и провести описание большого числа таких площадок. На основе этих описаний составляют вектор начального состояния, включающий в себя частоты всех типов площадок. Затем через определенное время (1 шаг), равное нескольким годам, описания площадок повторяют. Сравнивая состояние растительности на каждой площадке в два срока наблюдений, определяют вероятности перехода из каждого состояния во все другие. Эти вероятности образуют матрицу переходов. Умножая вектор начального состояния на матрицу переходов, получаем вектор состояния растительности через 1 шаг. Эту процедуру можно повторять неограниченно долго и получать состояние растительности через любое число шагов при условии, что процесс является марковским.

Марковские процессы характеризуются тем, что вероятности переходов не меняются во времени, состояние растительности в каждый момент времени зависит только от ее состояния в предшествующий момент (1 шаг назад) и через определенное число шагов система приходит в стабильное состояние, когда дальнейшее умножение на матрицу переходов не меняет вектор состояния.

Сложности, связанные с применением марковских цепей для изучения динамики растительности, удачно сформулировал M. Usher (1981): 1) трудно выделить дискретные состояния; 2) необходимо собрать большое количество данных, так как при m состояниях нужно определить m^2 вероятностей перехода; 3) трудно предположить, что последующее состояние зависит только от предыдущего и не зависит от истории; 4) вероятности перехода могут меняться во времени; 5) марковская модель не учитывает пространственную структуру растительности; 6) невозможно включать в модель появление новых состояний.

В том случае, когда описания площадок производились более 2 раз, имелась возможность получить несколько матриц переходов и сравнить их. Нередко оказывается, что вероятности переходов меняются во времени (Waggoner, Stephens, 1970; Hobbs, 1984; Lippe et al., 1985; Lepš, 1987; Lough et al., 1987). Это объясняется варьированием во времени факторов среды (Lippe et al., 1985; Lepš, 1987; Rejmánek et al., 1987), а также тем, что вероятности переходов меняются с изменением обилия видов как на данной площадке, так и на окружающих, и в этом случае сукцессия не будет конвергировать к стабильному состоянию при отсутствии нарушений (Horn, 1975, 1976, 1981; Lippe et al., 1985). Вопрос о применимости марковских процессов для прогнозирования сукцессий растительности до сих пор остается открытым, хотя в ряде работ было найдено вполне удовлетворительное соответствие (Culver, 1981; Самойлов, Тархова, 1985). Главный результат в такого рода работах — определение времени, за которое растительность приходит в стабильное состояние (Самойлов, Тархова, 1985; Orloci, Orloci, 1988).

H. Horn (1981) считает, что интерес представляет не конвергенция, а структура матрицы переходов. К сожалению, матрицы переходов анализировались довольно редко. R. van Hulst (1979b) выделяет два типа марковских цепей: 1) абсорбирующие цепи, в которых имеется по крайней мере одно абсорбирующее состояние, попав в которое, процесс не может из него выйти; 2) в эргодической цепи процесс может переходить из любого состояния в любое (не обязательно за 1 шаг). Абсорбирующие состояния — это климаксовые состояния, и их выявление, естественно, является важной задачей при изучении сукцессий.

J. Lepš (1988) отмечает, что если матрица переходов имеет наибольшее собственное значение $\lambda_1 = 1$, то система переходит в единственное стабильное состояние, а скорость конвергенции определяется величиной $1/|\lambda_2|$. Если все собственные значения положительны и реальны, то система переходит в состояние равновесия без осцилляций.

При оценке применимости марковских цепей очень существенным является также вопрос о том, насколько последующее состояние зависит от предыдущего. Конкретных данных в этом вопросе получено немного, но, в частности, R. Hobbs и C. Legg (1984) пришли к выводу, что возраст допожарной растительности определяет не только состав зачатков, переживших пожар, но и весь ход последующего развития растительности.

В последние годы реальность существования климаксовой растительности подверглась сомнению и с другой стороны. Согласно классическим представлениям, климаксовые сообщества находятся в полном соответствии с климатическими условиями и не меняются, пока не изменится климат. Но климат меняется довольно быстро. За 12 тыс. лет, прошедших со времени исчезновения ледникового покрова с территории Петербурга, сменилось не менее 5 климатических периодов (пребореальный, бореальный, атлантический, суббореальный, субатлантический). В других местах умеренной зоны картина примерно такая же. Эти изменения вызывали сдвиги границ ареалов видов на сотни километров. Сокращение ареала может произойти достаточно быстро, но его расширение, когда климатические условия становятся благоприятными, может продолжаться длительное время. M. Davis (1981) на основании анализа большого количества спорово-пыльцевых диаграмм из восточной части США определила среднюю скорость распространения ряда древесных видов в 300 м/год.

И. Ф. Удра (1982, 1989) рассчитывал скорость распространения древесных видов, исходя из средней дальности заноса семян и возраста начала плодоношения. Он получил гораздо более низкие скорости миграции: лиственные эуанемохоры (ивы, березы, ольха) — 133 м/год; светлохвойные — 100; ель, пихта — 25; липа, ясень, клен, граб — 8.3; каштан, орех — 2 м/год. На основании этого он приходит к выводу, что со времени последнего оледенения эти виды не могли заселить современный ареал. Валдайское оледенение, по его мнению, или вовсе отсутст-

вовало, или в то время были только морские трансгрессии, когда растительность сохранялась на возвышенностях.

Вряд ли стоит на основании таких расчетов отвергать хорошо документированное валдайское оледенение.

Мне представляется, что метод расчета скорости миграций, который применил Удра, в принципе неверен. При этом нельзя исходить из средних расстояний. Скорость распространения вида может определяться не средним расстоянием, на которое разносятся семена, а расстоянием, на которое разносится от материнского растения 1 или даже 0.01% семян, а эти расстояния во много раз больше среднего, так как кривая частот распространения семян обычно резко правоасимметричная. Кроме того, не нужно делить это среднее расстояние на возраст начала плодоношения особи, так как процесс идет непрерывно и новые плодоносящие особи появляются ежегодно по фронту миграции видов. Можно считать, что фронт плодоношения сдвигается ежегодно на расстояние переноса какой-то небольшой части семян. Популяционисты резонно считают, что нельзя пренебрегать «хвостом» кривой распространения (Wilson, 1984; Levin, 1984).

Мнения относительно того, достижимо ли стабильное климаксовое состояние при ограниченных миграционных способностях видов и сравнительно быстрых изменениях климата, расходятся весьма сильно. L. Brubaker (1981) считает, что постоянные изменения климата препятствуют установлению стабильного климакса, а W. Pennington (1986) более осторожно говорит о больших задержках в процессе достижения соответствия климата и растительности. M. Davis с соавт. (1986) и J. Ritchie (1986) полагают, что это запаздывание невелико. P. Schoonmaker и D. Foster (1991) оценивают время запаздывания в 500—1000 лет.

Для последнего периода изучения динамики растительности характерно прежде всего то, что центр тяжести переместился с изучения смен растительных сообществ на изучение смен видов. И при описании, и при моделировании сукцессий основное внимание уделяется отдельным видам и их группам, объединенным сходством экологии. При этом, конечно, никто не отрицает роли внутривидовых и межвидовых отношений, но сообщество как целое часто не является основным объектом при изучении сукцессий.

Из трех моделей сукцессии принципиально новой является модель нейтральности, основанная на взглядах H. Gleason (1926, 1939). Это чисто индивидуалистическая модель. Оценка роли этой компоненты, мне кажется, является одним из наиболее перспективных направлений в изучении динамики. При этом мы оперируем с такими относительно простыми и относительно просто измеримыми величинами, как продолжительность жизни, размеры, дальность разноса семян. Чисто стохастические процессы позволяют многое объяснить в протекании реальных процессов сукцессии, не прибегая к более сложным, хотя для биолога и более увлекательным объяснениям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с. — *Георгиевский А. Б.* Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 52—62. — *Зябченко С. С.* Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 248 с. — *Ипатов В. С.* Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388. — *Коренные* темнохвойные леса южной тайги. М.: Наука, 1988. 220 с. — *Коротков В. Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7—20. — *Мишнёв В. Г.* Воспроизводство буковых лесов Крыма. Киев; Одесса: Вища школа, 1986. 130 с. — *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н.* Анализ сукцессионной мозаики напочвенного покрова с использованием марковских цепей // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 12—22. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. 3-е изд. Л.; М.: Книга, 1926. 235 с. — *Сукачев В. Н.* К вопросу о развитии растительности // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 4. С. 496—507. — *Удра И. Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные воз-

можности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1047—1059. — *Удра И. Ф.* Характер, типы и основные пути миграции семенных растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1423—1432. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 317 с. — *Armesto J. G., Pickett S. T. A.* Removal experiments to test mechanisms of plant succession in oldfields // Vegetatio. 1986. Vol. 66. N 2. P. 85—93. — *Ash J. E., Barkham J. P.* Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England // J. Ecol. 1976. Vol. 64. N 2. P. 697—712. — *Austin M. P.* Permanent quadrats: an interface for theory and practice // Vegetatio. 1981. Vol. 46-47. N 1. P. 1—10. — *Baker W. L.* Landscape ecology and nature reserve design in the Boundary Waters Canoe area, Minnesota // Ecology. 1989. Vol. 70. N 1. P. 23—35. — *Barden L. S.* Repeatibility in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 558—559. — *Barklay-Estrup P., Gimingham C. H.* The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. 1. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle // J. Ecol. 1969. Vol. 57. N 3. P. 737—758. — *Becking R. W.* Vegetational response to change in environment and change in species tolerance with time // Vegetatio. 1968. Vol. 16. N 1-4. P. 135—158. — *Bergelson J.* Spatial pattering in plants: opposing effects of herbivory and competition // J. Ecol. 1990. Vol. 78. N 4. P. 937—948. — *Bertness M. B.* Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh // Ecology. 1991. Vol. 72. N 1. P. 125—137. — *Bossel H., Krieger H., Schäfer H., Trost N.* Simulation of forest stand dynamics, using real structure process model // Forest Ecol. and Manag. 1991. Vol. 42. N 1-2. P. 3—21. — *Botkin D. B.* Causality and succession // Forest succession. N. Y.: Springer-Verlag, 1981. P. 36—55. — *Brokaw N. V. L.* Gap-phase regeneration in a tropical forest // Ecology. 1985. Vol. 66. N 3. P. 682—687. — *Brokaw N. V. L., Scheiner S. M.* Species composition in gaps and structure of a tropical forest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 538—541. — *Brubaker L. B.* Long-term forest dynamics // Forest succession. N. Y., 1981. P. 94—105. — *Canham C. D.* Different responsts to gaps among shade-tolerant tree species // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 548—550. — *Christensen N. L., Peet R. K.* Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont // Forest succession. N. Y., 1981. P. 230—245. — *Clebsch E. E. C., Busing R. T.* Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a southern Appalacian cove forest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 728—735. — *Clements F. E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1916. Vol. 242. 512 p. — *Collins B. C., Pickett S. T. A.* Demographic responses of herb layer species to experimental canopy gaps in a northern hardwood forest // J. Ecol. 1988. Vol. 76. N 2. P. 437—450. — *Connell J. H.* Some processes affecting the species composition in forest gaps // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 560—562. — *Connell J. H., Slatyer R. O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. N 982. P. 1119—1144. — *Cottam G.* Patterns of succession in different forest ecosystems // Forest succession. N. Y., 1981. P. 178—184. — *Culver D. C.* On using Horn's Markov succession model // Amer. Natur. 1981. Vol. 117. N 4. P. 572—574. — *Davis M. B.* Quaternary history and the stability of forest communities // Forest succession. N. Y., 1981. P. 132—153. — *Davis M. B., Woods K. D., Webb S. L., Futyma R. P.* Dispersal versus climate: expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes Region // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 2. P. 93—103. — *Denslow J. S.* Gap partitioning among tropical rainforest trees // Biotropica. 1980. Vol. 12. N 2. Suppl. P. 47—55. — *Drury W. H., Nisbet I. C. T.* Succession // J. Arnold Arbor. 1973. Vol. 54. N 3. P. 331—368. — *Duncan R. P., Stewart G. H.* The temporal and spatial analysis of tree age distributions // Can. J. Forest Res. 1991. Vol. 21. N 12. P. 1703—1709. — *Finegan B.* Forest succession // Nature. 1984. Vol. 312. N 5590. P. 109—114. — *Foster D. R.* Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, U. S. A. // J. Ecol. 1988a. Vol. 76. N 1. P. 105—134. — *Foster D. R.* Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U. S. A. // J. Ecol. 1988b. Vol. 76. N 1. P. 135—151. — *Foster J. R., Reiners W. A.* Size distribution of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest // Vegetatio. 1986. Vol. 68. N 2. P. 109—114. — *Franklin J. F., Hemstrom M. A.* Aspects of succession in the coniferous forests of the Pacific Northwest // Forest succession. N. Y., 1981. P. 212—229. — *Frelich L. E., Lorimer C. G.* A simulation of landscape-level stand dynamics in the northern hardwood region // J. Ecol. 1991. Vol. 79. N 1. P. 223—233. — *Fulton M. R.* A computationally efficient forest succession model: design and initial tests // Forest Ecol. and Manag. 1991. Vol. 42. N 1-2. P. 23—34. — *Gleason H. A.* The structure and development of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. 1917. Vol. 44. N 10. P. 463—481. — *Gleason H. A.* The individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. 1926. Vol. 53. N 1. P. 7—26. — *Gleason H. A.* The individualistic concept of plant association // Amer. Midl.

Natur. 1939. Vol. 21. N 1. P. 92—108. — *Gleeson S. K., Tilman D.* Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils // Ecology. 1990. Vol. 71. N 3. P. 1144—1155. — *Goldberg D. E.* Seedling colonization of experimental gaps in two old-field communities // Bull. Torrey Bot. Club. 1987. Vol. 114. N 2. P. 139—148. — *Gómez-Pompa A., Vázquez-Yanes C.* Successional studies of a rain forest in Mexico // Forest succession. N. Y., 1981. P. 246—266. — *Gross K. L., Werner P. A.* Colonizing abilities of «biennial» species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere // Ecology. 1982. Vol. 63. N 4. P. 921—931. — *Halpern C. B.* Early successional patterns of forest species: interaction of life history traits and disturbance // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 704—720. — *Harcombe P. A.* The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest // Ecology. 1977. Vol. 58. N 6. P. 1375—1383. — *Harrison E. A., Shugart H. H.* Evaluating performance of an Appalachian oak forest dynamics model // Vegetatio. 1990. Vol. 86. N 1. P. 1—13. — *Hartshorn G. S.* Neotropical forest dynamics // Biotropica. 1980. Vol. 12. N 2. Suppl. P. 23—30. — *Heiselman M. L.* Fire and succession in the conifer forests of northern North America // Forest succession. N. Y., 1981. P. 374—405. — *Hobbs R. J.* Markov models in the study of post-fire succession in heathland communities // Vegetatio. 1984. Vol. 56. N 1. P. 17—30. — *Hobbs R. J., Hobbs V. J.* Gophers and grassland: a model of vegetation response to patchy soil disturbance // Vegetatio. 1987. Vol. 69. N 1-3. P. 141—146. — *Hobbs R. J., Legg C. J.* Markov models and initial floristic composition in heathland vegetation dynamics // Vegetatio. 1984. Vol. 56. N 1. P. 31—46. — *Horn H. S.* The ecology of secondary succession // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1974. Vol. 5. P. 25—37. — *Horn H. S.* Markovian properties of forest succession // Ecol. and Evol. of Commun. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. P. 196—211. — *Horn H. S.* Succession // Blackwell. Oxford, 1976. P. 187—204. — *Horn H. S.* Some causes of variety in patterns of secondary succession // Forest succession. N. Y., 1981. P. 24—35. — *Hulst R. van.* On the dynamics of vegetation: patterns of environmental and vegetational change // Vegetatio. 1978. Vol. 38. N 2. P. 65—75. — *Hulst R. van.* On the dynamics of vegetation: succession in model communities // Vegetatio. 1979a. Vol. 39. N 2. P. 85—96. — *Hulst R. van.* On the dynamics of vegetation: Markov chains as a models of succession // Vegetatio. 1979b. Vol. 40. N 1. P. 3—14. — *Inouye R. S., Huntly N. J., Tilman D., Foster J. R., Stillwell M., Zinnell K. C.* Old-field succession on a Minnesota sand plain // Ecology. 1987. Vol. 68. N 1. P. 12—26. — *Inouye R. S., Tilman D.* Convergence and divergence of old-field plant communities along experimental nitrogen gradients // Ecology. 1988. Vol. 69. N 4. P. 995—1004. — *Johnson E. A., Fryer G. I.* Population dynamics in longpole pine — Engelmann spruce forests // Ecology. 1989. Vol. 70. N 5. P. 1335—1345. — *Kellman M.* Geographic pattering in tropical weed communities and early secondary successions // Biotropica. 1980. Vol. 12. N 2. Suppl. P. 34—39. — *Klinkhamer P. G. L., de Jong T. J.* The importance of small-scale disturbance for seedling establishment in *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* // J. Ecol. 1988. Vol. 76. N 2. P. 383—392. — *Knight D. H.* An analysis of late secondary succession in species-rich tropical forest // Ecol. Stud. 1975. Vol. 11. P. 53—59. — *Lepš J.* Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach // Vegetatio. 1987. Vol. 72. N 2. P. 95—102. — *Lepš J.* Mathematical modelling of ecological succession — a review // Fol. geobot. et Phytotax. 1988. Vol. 23. N 1. P. 79—94. — *Levin D. A.* Immigration in plants: an exercise in the subjunctive // Perspectives on plant population ecology. Sunderland, Mass.: Sinauer Ass. Inc., 1984. P. 242—260. — *Lieberman M., Lieberman D., Peralta R.* Forests are not just swiss cheese: canopy stereometry of non-gaps in tropical forests // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 550—552. — *Lippe E., de Smidt J. T., Glenn-Lewin D. C.* Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands // J. Ecol. 1985. Vol. 73. N 3. P. 775—791. — *Lorimer C. G.* Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 565—567. — *Lough T. J., Wilson J. B., Mark A. F., Evans A. C.* Succession in a New Zealand alpine cushion community: a Markovian model // Vegetatio. 1987. Vol. 171. N 3. P. 129—138. — *Martínez-Ramos M., Alvarex-Buylla E., Sarukhán J., Piñero D.* Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest // J. Ecol. 1988. Vol. 76. N 3. P. 700—716. — *Martínez-Ramos M., Alvarez-Buylla E., Sarukhán J.* Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 555—558. — *McConnaughay K. D. M., Bazzaz F. A.* The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals // Ecology. 1987. Vol. 68. N 2. P. 411—416. — *Miles J.* Effects of experimental interference with stand structure on establishment of seedlings in Callunetum // J. Ecol. 1974. Vol 62. N 3. P. 675—687. — *Moore M. R., Vankat J. L.* Responses of herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest // Amer. Midl. Natur. 1986. Vol. 115. N 2. P. 336—347. — *Nakashizuka T.* Regeneration dynamics of beech forests in Japan // Vegetatio. 1987. Vol. 69.

N 1-3. P. 169—175. — *Nakashizuka T.* Role of uprooting composition and dynamics of an old-growth forest in Japan // Ecology. 1989. Vol. 70. N 5. P. 1273—1278. — *Newell S. J., Tramer E. J.* Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession // Ecology. 1978. Vol. 59. N 2. P. 228—234. — *Orloci L., Orloci M.* On recovery, Markov chains, and canonical analysis // Ecology. 1988. Vol. 69. N 4. P. 1260—1265. — *Pennington W.* Lags in adjustment of vegetation to climate caused by the pace of soil development: evidence from Britain // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 2. P. 105—118. — *Pickett S. T. A.* Population patterns through twenty years of oldfield succession // Vegetatio. 1982. Vol. 49. N 1. P. 45—59. — *Pickett S. T. A., Collins S. L., Armesto J. J.* A hierarchial consideration of causes and mechanisms of succession // Vegetatio. 1987. Vol. 69. N 1-3. P. 109—114. — *Poulson T. L., Platt W. J.* Gap light regimes influence canopy tree diversity // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 555—557. — *Pratt W. J.* The colonization and formation of equilibrium plant species associations on balder disturbances in a tall-grass prairie // Ecol. Monogr. 1975. Vol. 45. N 3. P. 285—305. — *Prentice I. C., Leemans R.* Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach // J. Ecol. 1990. Vol. 78. N 2. P. 340—355. — *Quinby P. A.* Self-replacement in old-growth white pine forest of Temagami, Ontario // Forest Ecol. and Manag. 1991. Vol. 41. N 1-2. P. 95—109. — *Quinn J. F., Dunham A. E.* On hypothesis testing in ecology and evolution // Amer. Natur. 1983. Vol. 122. N 5. P. 602—617. — *Rejmánek M., Sasser C. E., Gossellink J. G.* Modelling of vegetation dynamics in the Mississippi River deltaic plain // Vegetatio. 1987. Vol. 69. N 1-3. P. 133—140. — *Ritchie J. C.* Climate change and vegetation response // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 2. P. 65—74. — *Runkle J. R.* Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America // Ecology. 1982. Vol. 63. N 5. P. 1533—1546. — *Runkle J. R.* Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 546—547. — *Runkle J. R., Yetter T. C.* Treefalls revisited: gap dynamics in the Southern Appalachians // Ecology. 1987. Vol. 68. N 2. P. 417—424. — *Schmidt W.* Experimentelle Syndynamik — Neuere Wege zu einer exakten Sukzessionsforschung, dargestellt am Beispiel der Gehölzentwicklung auf Ackerbrachen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1983. Bd 96. H. 4. S. 511—533. — *Schoonmaker P. K., Foster D. R.* Some implications of paleoecology for contemporary ecology // Bot. Rev. 1991. Vol. 57. N 3. P. 204—245. — *Schupp E. W., Home H. F., Augspurger C. K., Levey D. J.* Arrival and survival in tropical treefall gaps // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 562—564. — *Shugart H. H.* A theory of forest dynamics. N. Y.: Springer-Verlag, 1984. 278 p. — *Shugart H. H., West D. C., Emanuel W. R.* Patterns and dynamics of forests: an application of simulation models // Forest succession. N. Y., 1981. P. 74—94. — *Spatz G., Mueller-Dombois D.* Succession patterns after pig digging in grassland communities on Mauna Loa, Hawaii // Phytocoenol. 1975. Vol. 3. N 2-3. P. 346—373. — *Spies T. A., Franklin J. F.* Gap characteristic and vegetation responce in coniferous forests of the Pacific Northwest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 543—545. — *Stewart G. H.* Forest dynamics and disturbance in a beech-hardwood forest, Fiordland, New Zealand // Vegetatio. 1986. Vol. 68. N 2. P. 115—126. — *Tilman D.* The resource-ratio hypothesis of plant succession // Amer. Natur. 1985. Vol. 125. N 6. P. 827—852. — *Tilman D.* Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages // Ecology. 1986. Vol. 67. N 2. P. 555—563. — *Tilman D., Weddin D.* Dynamics of nitrogen competition between successional grasses // Ecology. 1991. Vol. 72. N 3. P. 1038—1049. — *Tongeren O. van, Prentice I. C.* A spatial simulation model for vegetation dynamics // Vegetatio. 1986. Vol. 65. N 3. P. 163—173. — *Turner T.* Facilitation of a successional mechanism in a rucky intertidal community // Amer. Natur. 1983. Vol. 121. N 5. P. 729—738. — *Usher M. B.* Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models // Vegetatio. 1981. Vol. 46-47. N 1. P. 11—18. — *Veblen T. T.* Tree regeneration responces to gaps along a transandean gradient // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 541—543. — *Waggoner P. E., Stephens G. R.* Transition probabilities for a forest // Nature. 1970. Vol. 225. N 5238. P. 1160—1161. — *Walker B. H.* Is succession a viable concept in African savanna ecosystems? // Forest succession. N. Y., 1981. P. 431—447. — *Watt A. S.* Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. Vol. 35. N 1-2. P. 1—22. — *Werner P. A., Harbeck A. L.* The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields // Amer. Midl. Natur. 1982. Vol. 108. N 1. P. 124—132. — *White P. S.* Pattern, process, and natural disturbance in vegetation // Bot. Rev. 1979. Vol. 45. N 3. P. 229—299. — *Whitemore T. C.* Canopy gaps and the two major groups of forest trees // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 536—538. — *Williams R. J., Ashton D. H.* Cyclical patterns of regeneration in subalpine heathland communities on the Bogong High Plains, Victoria // Austr. J. Bot. 1988. Vol. 36. N 6. P. 605—619. — *Wilson M. F.* Mating patterns in plants // Perspectives on plant population ecology. Sunderland, Mass.: Sinauer Ass. Inc., 1984. P. 261—276. — *Wilson S. D., Tilman D.* Components of plant competition along an experimental

gradient of nitrogen availability // Ecology. 1991. Vol. 71. N 3. P. 1050—1065. — *Young T. P., Hubbell S. P.* Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps // Ecology. 1991. Vol. 72. N 4. P. 1464—1471. — *Zedler P. H.* Vegetation change in chaparral and desert communities in San Diego, California // Forest succession. N. Y., 1981. P. 406—430. — *Zobel M.* Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia: changes in field layer vegetation // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. N 2. P. 171—182.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IV 1993

SUMMARY

The review of publications on vegetation dynamics study realized during last 20 years is presented. The main attention was given to the theory of cyclic dynamics which considerably changes the idea of climax vegetation. According to this theory climax communities are the mosaic of patches being on various stages of succession. 3 models of successional mechanisms and hypothesis of changing of limited factors during succession are considered in the paper. Publications on mathematical modelling of vegetation dynamics and using of Markov's chains are also mentioned.

УДК 581.9(479)

Н. Н. Портениер

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ БАССЕЙНА РЕКИ ЧЕРЕК БЕЗЕНГИЙСКИЙ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ). I. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЕГО ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

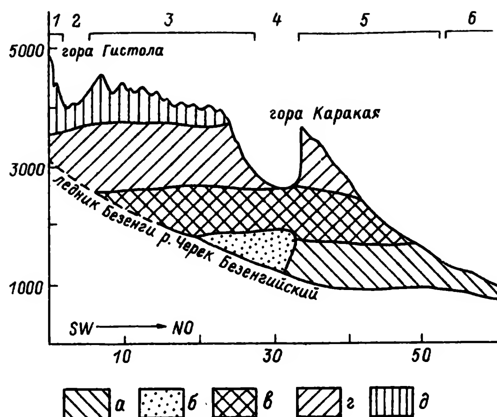
N. N. PORTENIER. THE GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF FLORA OF THE CHEREK BEZENGIYSKIY RIVER BASIN (CENTRAL CAUCASUS). I. ENVIRONMENT AND THE CHARACTERIZATION OF THE FLORA AND VEGETATION OF THE REGION

Данная статья является первой частью работы по географическому анализу одной из элементарных естественных флор Кавказской провинции. В ней приводится общая характеристика природных условий, флоры и растительности исследуемого района; рассматривается его место в системе ботанико-географического районирования Палеарктики. На основе представления о географических элементах как характерных компонентах флор тех или иных фитохорионов выделено 13 географических элементов: голарктический, палеарктический, общебореальный, циркумбореальный, евро-сибирский, евро-кавказский, понтическо-южносибирский, эвксинский, кавказский, общедревнесредиземноморский, средиземноморский, ирано-туранский, плюрирегиональный.

В 1986—1991 гг. в рамках работ по изучению растительного мира Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника и прилежащих территорий нами проведено детальное флористическое обследование бассейна р. Черек Безенгийский. Региональные естественные флоры такого уровня представляют собой один из основных объектов сравнительной флористики (Юрцев, Камелин, 1987, 1991).

Безенгийское ущелье посещается ботаниками с конца прошлого века. Гербарные сборы здесь проводили Н. Я. Динник (1881 г.), И. Я. Акинфиев и В. И. Липский (1892 г.), Н. А. Буш и Е. А. Буш (1911, 1913, 1925 г.); из современных исследователей надо отметить А. И. Галушко (1960—1970-е годы), С. Х. Шхагапсоева (1970—1980-е годы). Но сборы этих и других исследователей носили фрагментарный характер (не охватывалась вся территория), поэтому до последнего времени бассейн р. Черек Безенгийский во флористическом отношении оставался одним из наименее изученных районов Центрального Кавказа.

Исследуемый бассейн расположен в западной части Центрального Кавказа, его площадь 627 км^2. Территория бассейна вытянута более чем на 60 км с юго-запада на северо-восток от северных склонов Главного Кавказского хр., пересекает параллельные ему Боковой, Скалистый и отчасти Меловой хребты и является таким образом поперечным профилем горной части Северного Кавказа в его центре (см. рисунок). Все хребты Северного Кавказа имеют здесь свое наивысшее поднятие и сближены между собой. Перепад высот составляет от 5204 (гора Дыхтау) до 700 м над ур. м. в устье р. Черек Безенгийский. Сосудистые растения поднимаются в среднем до высоты 3700 м над ур. м. Из-за сильного охлаждающего влияния Главного и Бокового хребтов (ледниками покрыто более 12% площади бассейна р. Черек Безенгийский, а ледник Безенги является самым



Высотный профиль левого борта Безенгийского ущелья (по линии гор Гистола—Салынантау—Каргашилитау—Каракая—окр. сел. Бабугент).

а — пояс широколиственных лесов, *б* — пояс нагорных ксерофитов, *в* — субальпийский пояс, *г* — альпийский пояс, *д* — нивальный пояс. *1* — Главный Кавказский хр.; *2* — Центральная депрессия; *3* — Боковой (Передовой) хр.; *4* — Северная (Юрская) депрессия; *5* — Скалистый хр.; *6* — Меловой (Пастбищный) хр. По оси абсцисс — расстояние, км; по оси ординат — высота над уровнем моря, м.

крупным на Кавказе) и особенностей орографии здесь более сухой и холодный климат по сравнению с сопредельными районами Северного Кавказа.

На исследуемой территории можно выделить следующие высотные пояса (см. рисунок): *а*) пояс широколиственных лесов (700—1600 м над ур. м.); *б*) пояс нагорных ксерофитов и сообществ степного типа (1200—1800 м); *в*) субальпийский пояс (1600—2600 м); *г*) альпийский пояс (2600—3700 м); *д*) нивальный пояс (3700—5200 м).

Территория бассейна р. Черек Безенгийский подразделяется на три хорошо отграниченных района, имеющих различные орографическое строение, климатические условия и специфичные поясные ряды. Район Мелового и Скалистого хребтов характеризуется наличием пояса широколиственных лесов, отсутствующего в остальных районах, суженным и слабо выраженным субальпийским и значительно сниженным альпийским поясами. Для района Северной депрессии характерен пояс нагорных ксерофитов, значительные площади занимают субальпийский и альпийский пояса. В районе Бокового и Главного хребтов широко развита субальпийская и альпийская растительность, большие площади занимает нивальный пояс, отсутствующий в остальных районах. Таким образом, весь поясной ряд не представлен полностью ни в одной из частей изучаемой территории, он характерен для исследуемого бассейна в целом. Это дает основания предположить, что флора бассейна р. Черек Безенгийский является элементарной естественной флорой. По нашему мнению, с точки зрения фитогеографии элементарная флора — это флора такой минимальной территории, анализ которой позволяет выявить основные фитогеографические параметры и особенности флоры более обширного естественно-исторического района, например ботанико-географического округа. Отсюда следует, что в горных районах территория элементарной флоры должна охватывать все высотные пояса, имеющиеся в данном флористическом округе.

Растительный покров Безенгийского ущелья имеет следующие характерные черты. Широколиственные леса представлены в основном буковыми, буково-грабовыми и вторичными грабовыми; дубовые леса (*Quercus petraea* Liebl. с примесью *Q. macranthera* Fisch. et Mey. ex Hohen. и *Q. robur* L.) распространены значительно меньше, главным образом по южным склонам Мелового хр. При этом в отличие от Западного Кавказа бук отсутствует в районе Главного и Бокового хребтов.

Нет в исследуемом районе и характерных для Западного Кавказа темнохвойных лесов, а сосновые леса представлены лишь небольшим участком. В нижнем поясе Северной депрессии, на ее южных склонах, довольно широко развиты фриганоидные и степные сообщества. Ядром фриганоидной растительности является формация *Salvia canescens* C. A. Mey., а эдификаторами степных сообществ — *Stipa capillata* L., *S. pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch, *Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng и др. В субальпийском поясе всех районов большие площади занимают березовые леса (*Betula litwinowii* Doluch., *B. raddeana* Trautv., *B. pendula* Roth). В целом для бассейна р. Черек Безенгийский по сравнению с сопредельными районами Северного Кавказа характерно более широкое развитие луговой растительности, нежели лесной. В субальпийском поясе это преимущественно формация *Festuca woronowii* Hack., а в альпийском — луга с доминированием *Carex tristis* Bieb., *Festuca ruprechtii* (Boiss.) V. Krecz. et Bobr., *Kobresia macrolepis* Meinsh. и др.

В системе современного ботанико-географического районирования Кавказ входит в Евро-Сибирскую (Good, 1947, 1965; Тахтаджян, 1970; Zohary, 1973), или Циркумбореальную (Тахтаджян, 1974, 1978; Takhtajan, 1986), область Бореального подцарства Голарктики. Целым рядом авторов (Rikli, 1943—1948; Вульф, 1944; Малеев, 1947; Meusel et al., 1965—1978; Гагнидзе, 1966, 1974; Гагнидзе, Кемулариа-Натадзе, 1985; и др.) Кавказ включается в Средиземноморскую область. Мы придерживаемся представления о границах Средиземноморской области, намеченных еще Alph. de Candolle (1855), E. Boissier (1867), A. Grisebach (1872) и уточненных многими современными авторами (Guest, 1966; Тахтаджян, 1970, 1978; Zohary, 1973; Takhtajan, 1986; Leonard, 1989; и др.). Исходным положением для нас является то, что ботанико-географическая область выделяется на основании как ее флористических особенностей и эндемизма, так и всего комплекса специфичных типов растительности и характеризуется господством определенного типа растительности на плакорах или в нижнем поясе гор, а также закономерностями распространения других формаций по поясам, флористическим составом эдификаторов (Лавренко, 1950; Камелин, 1973, 1990; Тахтаджян, 1978; Исаченко, Лавренко, 1980; Меницкий, 1984).

Основными климаксовыми формациями нижнего пояса Средиземноморской области являются вечнозеленые склерофильные дубовые и дубово-сосновые леса, фриганоидная растительность и ксерофитные кустарниковые сообщества, развивающиеся на месте уничтоженных лесов. Выше этого пояса, в среднегорьях, доминируют широколиственные леса обычно среднеевропейского типа (из бука, каштана, листопадных дубов), далее — хвойные леса, субальпийские кустарники и высокогорные луга местами с фрагментами фриганы. Растительность Кавказа имеет существенно иной облик: здесь нет столь характерного для Средиземноморья пояса вечнозеленых жестколистных лесов и маквиса, местами встречаются лишь отдельные представители этих формаций; в нижнем поясе господствуют листопадные широколиственные леса, выше — хвойные или мелколиственные леса, субальпийские и альпийские луга, т. е. растительность Кавказа вполне типична для южных провинций Евро-Сибирской области.

Таким образом, мы придерживаемся точки зрения тех исследователей (Гроссгейм, 1948; Лавренко, 1950, 1958, 1970; Тахтаджян, 1970, 1974,1978; Zohary, 1973; Исаченко, Лавренко, 1980; Меницкий, 1984; Takhtajan, 1986; и др.), которые включают Кавказ в Бореальное флористическое подцарство обычно в виде самостоятельной провинции Евро-Сибирской области.

В системе районирования, разработанной А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа», бассейн р. Черек Безенгийский входит в Малкинский район Центрального Кавказа (Меницкий, 1986, 1991).

Во флоре бассейна р. Черек Безенгийский, по нашим данным, насчитывается 1457 видов, относящихся к 493 родам и 112 семействам. В это число вошли все

обнаруженные в естественных ценозах высшие споровые: плауны (4 вида), хвощи (7), папоротники (31); голосеменные (6) и покрытосеменные (291 — однодольные, 1118 — двудольные) растения, в том числе дикорастущие заносные и сорные виды.

10 ведущих семейств (*Asteraceae* — 175 видов (12%), *Poaceae* — 140 (9.6%), *Rosaceae* — 88 (6%), *Scrophulariaceae* — 85 (5.8%), *Fabaceae* — 81 (5.6%), *Caryophyllaceae* — 67 (4.6%), *Brassicaceae* — 62 (4.3%), *Lamiaceae* — 61 (4.2%), *Cyperaceae* — 53 (3.6%), *Apiaceae* — 52 (3.6%)), включают в себя 864 вида, или 59.3% всей флоры Безенги; состав их типичен для флор Голарктики, а конкретный порядок расположения в спектре отражает наличие в исследуемой флоре признаков как бореальных, так и древнесредиземноморских флор. Бореальные черты проявляются прежде всего в ведущей роли семейств *Poaceae* и *Rosaceae*, которые оттесняют на 5-е место сем. *Fabaceae*, занимающее во флорах Древнего Средиземноморья 2-е или 1-е место. Роль сем. *Cyperaceae*, которое в бореальных флорах часто стоит на 3-м или 4-м месте, в сложении флоры Безенги менее значительна, но во флорах Древнего Средиземья это семейство обычно вообще не попадает в десятку крупнейших. О древнесредиземноморском влиянии свидетельствует обилие видов в семействах *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Rubiaceae*, богатство которых более характерно для флор Древнего Средиземья. Многочисленность видов в сем. *Scrophulariaceae*, скорее всего, подчеркивает высокогорный характер исследуемой флоры. Специфичными особенностями флоры Безенги как высокогорной флоры Центрального Кавказа является большое число видов в семействах *Campanulaceae*, *Primulaceae*, *Saxifragaceae* и др. Бореальный характер исследуемой флоры и наличие древнесредиземноморских черт еще более ярко проявляются при анализе видового богатства родов. Самым многочисленным, как и в большинстве других бореальных флор, является род *Carex* (37 видов), тогда как во флорах Древнего Средиземья его роль менее значительна (например, во флоре Турции он занимает лишь 14-е место). О бореальных чертах флоры свидетельствует и обилие видов в родах *Ranunculus* (14), *Salix* (12), *Juncus* (11) и др. О значительном влиянии флор Древнего Средиземья свидетельствует многочисленность видов в роде *Astragalus* (25), высокий полиморфизм которого особенно характерен для флор Ирано-Туранской области, а в бореальных флорах его роль обычно весьма незначительна. Обилие видов в родах *Trifolium* (21), *Allium* (11) и др. также свидетельствует о древнесредиземноморских чертах исследуемой флоры. Специфичные высокогорные черты флоры Безенги проявляются в значительном полиморфизме родов *Campanula* (18), *Saxifraga* (15), *Draba* (11), *Primula* (9), *Pedicularis* (9) и др.

Существенным моментом географического анализа является составление спектра географических элементов исследуемой флоры. У фитогеографов нет единого подхода к определению и классификации географических элементов. Многие исследователи рассматривают географические элементы как группы видов со сходным типом ареала (Вульф, 1933, 1941; Walter, Straka, 1970; Толмачев, 1974; и др.). Иное понимание географических элементов, которым руководствуемся и мы, предлагают J. Braun-Blanquet (1919, 1923), A. Eig (1931) и их последователи М. Г. Попов (1950, 1970), I. Nahal (1962), P. Davis (1965), E. Guest (1966), M. Zohary (1973) и др. Оно базируется на концепции фитогеографических регионов, или фитохорионов.

Понятие географический элемент связывается нами с фитохорионами различных рангов — провинциями, областями, подцарствами и царствами. Принимаемые нами географические элементы соотносятся между собой так же, как и фитохорионы, с которыми они связаны, т. е. повторяют их иерархическое положение в системе ботанико-географического районирования. Географические элементы того или иного фитохориона — это совокупность видов, составляющих специфичное ядро флоры этого фитохориона, являющихся характерным компо-

нентом специфичных, т. е. определяющих индивидуальность данного фитохориона, формаций растительности. Географические элементы — это характерные представители флоры и растительности того или иного фитохориона, на территории которого они находят оптимум жизненных условий и имеют основную часть своих ареалов.

Ботанико-географическое районирование и система фитохорионов, принятые нами, основываются на концепциях A. Grisebach (1872), A. Engler (1879—1882), M. Rikli (1913), J. Braun-Blanquet (1919, 1923, 1928), М. Г. Попова (1927, 1929, 1963), A. Eig (1931), R. Good (1947, 1965), в дальнейшем разработанных А. Л. Тахтаджяном (1970, 1974, 1978; Takhtajan, 1986), M. Zohary (1973), Р. В. Камелиным (1973, 1979, 1990), Ю. Л. Меницким (1984), J. Leonard (1989) и др.

Ареалы многих видов и даже центры их обилия часто не совпадают с ботанико-географическими областями (равно как и с другими фитохорионами). Согласно Eig (1931), такие виды не могут быть отнесены к элементам, и потому он вводит понятие о группе «связывающих видов» (plantes de liaison), в которую включает растения, более или менее равномерно распространенные в двух или нескольких соседних регионах (сюда не входят виды, ареалы которых выступают за пределы областей своего основного распространения в виде иррадиаций). Мы же в рамках данной работы считаем возможным объединять такие связывающие виды с элементами, соотнося их с фитохорионами более высоких рангов. Так, например, если вид более или менее равномерно распространен в Средиземноморской области и в европейских провинциях Евро-Сибирской области и не обнаруживает явного предпочтения одной из характерных растительных формаций, мы относим такой вид к палеарктическим элементам, хотя ареал его и не охватывает всей территории Палеарктики, но Средиземноморская и Евро-Сибирская области относятся к разным подцарствам, а фитохорионом, объединяющим их, является Палеарктика.

Еще более широко распространенные виды, ареалы которых охватывают несколько географически не связанных и относящихся часто к разным флористическим царствам регионов, Eig выделяет в особую группу «полихоров» (polychores), или «плюрирегиональных» (pluriregionaux) видов. К видам с таким распространением мы также сочли возможным условно применять термин «элемент» и рассматриваем их как плюрирегиональный элемент исследуемой флоры.

В системе понятий современной флористики принятые нами географические элементы являются «общими хориономическими географическими элементами» и отражают «положение ареала в системе выделов... флористического районирования Земли... При данном подходе каждый элемент флоры характеризуется набором соответствующих выделов районирования, а иерархическая классификация элементов строится на соподчинении этих выделов» (Юрцев, Камелин, 1991 : 43).

При определении географических элементов мы принимаем во внимание общую конфигурацию ареала, а также роль данного вида в сложении характерных и специфичных растительных сообществ фитохориона, приуроченность его к определенным биотопам, поведение вида на территории изучаемой флоры. Мы используем географический элемент как понятие фитохорологическое, но определенные вышеуказанным образом географические элементы несут значительную флорогенетическую информацию, поэтому анализ географических элементов, слагающих изучаемую флору, позволяет не только установить ее фитохориономическую принадлежность, но и выявить некоторые существенные черты истории формирования данной флоры.

Для фитогеографического анализа флоры Безенги нами выделено 13 основных географических элементов (см. таблицу), характеристика их приведена в следующем сообщении.

Распределение видов флоры бассейна р. Черек Безенгийский по географическим элементам

Географический элемент	Количество видов	% от общего числа видов флоры
Голарктический	68	4.67
Палеарктический	170	11.67
Общебореальный	43	2.95
Циркумбореальный	14	0.96
Евро-сибирский	179	12.29
Евро-кавказский	161	11.05
Понтическо-южносибирский	59	4.05
Эвксинский	34	2.33
Кавказский	492	33.77
Общедревнесредиземноморский	80	5.49
Средиземноморский	13	0.89
Ирано-туранский	99	6.79
Плюрирегиональный	45	3.09

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. 2-е изд. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с. — *Вульф Е. В.* Понятие «элемент флоры» в ботанической географии // Изв. ВГО. 1941. Т. 73. Вып. 2. С. 155—168. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с. — *Гагнидзе Р. И.* Флористические особенности субальпийского высокотравья в области Большого Кавказа // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. М.; Л.: Наука, 1966. С. 30—44. (Проблемы ботаники. Т. 8). — *Гагнидзе Р. И.* Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 226 с. — *Гагнидзе Р. И., Кемулариа-Натадзе Л. М.* Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми (Западная Грузия). Тбилиси: Мецниереба, 1985. 147 с. — *Гроссгейм А. А.* О новом геоботаническом районировании Кавказа //Бот. журн. 1948. Т. 33. № 6. С. 619—621. — *Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. С. 10—20. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ. Л.: Наука, 1979. 117 с. (Комаровские чтения. 31). — *Камелин Р. В.* Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л.: Наука, 1990. 146 с. — *Лавренко Е. М.* Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 530—548. — *Лавренко Е. М.* О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 9. С. 1237—1253. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти Степной области Евразии // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 609—625. — *Малеев В. П.* Средиземноморская лесная область //Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 72—86. — *Меницкий Ю. Л.* Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 316 с. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239—292. — *Попов М. Г.* Род. *Cicer* и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры // Тр. прикл. бот., ген. и сел. 1929. Т. 21. № 1. С. 3—240. — *Попов М. Г.* О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 70—108. — *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с. — *Попов М. Г.* Осоки Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1970. 138 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 148 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористическое

деление суши // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974. Т. 1. С. 114—153. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 224 с. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 242—266. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Основные понятия и термины флористики. Учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Изд-во Пермск. гос. ун-та, 1991. 80 с. — *Boissier E.* Flora orientalis. Vol. 1. Genève, 1867. 1017 p. — *Braun-Blanquet J.* Essai sur les notions «d'élément» et de «territoire» phytogéographiques // Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 1919. Sér. 5. Vol. 1. P. 497—512. — *Braun-Blanquet J.* L'origine et le développement des flores dans le massif central de France. Paris; Zurich, 1923. 282 p. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin, 1928. X. 330 S. — *Candolle Alph. de.* Géographie botanique raisonnée. Vol. 1-2. Paris; Genève, 1855. XXXII. 1365 p. — *Davis P. H.* Introduction // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 1—26. — *Eig A.* Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. 1. Texte // Feddes Repert. (Beih.). 1931. Bd 63. S. 1—201. — *Engler A.* Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Th. 1, 2. Leipzig, 1879—1882. Th. 1. XVIII. 202 S.; Th. 2. XIV. 386 S. — *Good R.* The geography of the flowering plants. London, 1947. 403 p. — *Good R.* The geography of the flowering plants. 3d ed. London, 1965. XVI. 518 p. — *Grisebach A.* Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Bd 1, 2. Leipzig, 1872. 603 S. — *Guest E. R.* The vegetation of Iraq and adjacent regions // Flora of Iraq. Baghdad, 1966. Vol. 1. P. 55—108. — *Leonard J.* Considérations phytogéographiques sur les phytochories irano-touranienne, saharo-sindienne et de la Somalie-pays Masai // Contribution a l'etude de la flore et de la végétation des deserts d'Iran. Belgique. Fasc. 9. 1989. 123 p. — *Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd 1, 2. Jena, 1965—1978. Bd 1. 583 S.; Bd 2. XI. 418 S. — *Nahal J.* Contribution à l'étude de la végétation dans le Baer-Bassit et le Djebel Alaouite de Syrie // Webbia. 1962. Vol. 16. Pt 2. P. 477—641. — *Rikli M.* Die Florenreiche // Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena, 1913. Bd 4. S. 776—857. — *Rikli M.* Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bd 1—3. Bern, 1943—1948. 1418 S. — *Takhtajan A. L.* Floristic regions of the world. Barkeley; London, 1986. 522 p. — *Walter H., Straka H.* Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. Stuttgart, 1970. 478 S. — *Zohary M.* Geobotanical foundations of the Middle East. Vol. 1, 2. Stuttgart; Amsterdam, 1973. 739 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 V 1993

SUMMARY

This article is the first part of the analysis of the local natural floras of the Caucasus. Environment, flora and vegetation of the region as well as the position of the region in the botanical-geographic regionalization of the Palearctic are considered. Based on the idea of geographical elements as characteristic components of flora of the phytochorion 13 geographical elements are distinguished: holarctic, palearctic, boreal, circumboreal, Eurosiberian, Eurocaucasian, Pontic-Southsiberian, Euxinian, Caucasian, old-Mediterranean, Mediterranean, Irano-Turanian, pluriregional.

УДК 581.9 : 582.29(571.15)

Н. В. Седельникова

ЛИШАЙНИКИ В СТРУКТУРЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ АЛТАЯ И КУЗНЕЦКОГО НАГОРЬЯ

N. V. SEDELNIKOVA. LICHENS IN THE STRUCTURE OF DARK-CONIFEROUS FORESTS OF THE ALTAI MOUNTAINS AND KUZNETSK HIGHLAND

Проанализированы лихеносинузии на 7 основных древесных породах темнохвойных лесов Алтая и Кузнецкого нагорья — пихте, осине, березе, кедре, липе, рябине и черемухе. В отличие от общепринятого при ботанико-географическом районировании анализа соотношений различных элементов флоры вне зависимости от роли видов в сложении растительных сообществ в представляемой работе сделана попытка выяснить соотношения ценотически активных элементов.

Горно-лесной пояс в гумидном типе поясности Алтая и Кузнецкого нагорья представлен темнохвойными лесами. Характерной особенностью этого типа поясности в изучаемом регионе является развитие черневой тайги, покрывающей большие пространства, где наряду с доминирующей породой *Abies sibirica* Ledeb. значительную роль играет осина крупноствольная *Populus tremula* L., а также примешиваются *Betula pendula* Roth (=*B. verrucosa* Ehrh.) и *Pinus sibirica* Du Tour. Ареал черневой тайги разорван: западный изолированный его участок находится в Юго-Западном Алтае на отрогах хребтов Холзун и Тигирецкий; далее в Северо-Восточном Алтае через бассейн р. Лебедь она соединена с черневой тайгой Горной Шории и далее — с таковой западных склонов Кузнецкого Алатау.

Как правило, темнохвойные леса, в том числе и черневые, характеризуются трехъярусной вертикальной дифференциацией. Всем анализируемым сообществам свойственно четкое выделение древесного, кустарникового и травянистого ярусов, причем в травостое различаются два подъяруса. Второй ярус нередко занят молодым подростом пихты и обильным подлеском из рябины, черемухи, калины. Травостой густой, со средним проективным покрытием 90%, верхний подъярус которого высотой в среднем 100 см формируют крупнотравье и папоротники: *Aconitum septentrionale* Koelle, *Stachys sylvatica* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Festuca gigantea* (L.) Vill и др. В нижнем подъярусе распространены *Asarum europaeum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Circaea alpina* L., *C. lutetiana* L., *Aegopodium podagraria* L. и др. Эпигейные лишайники и мхи практически отсутствуют, лишь на склонах, где травостой разрежен и его покрытие не превышает 60%, а средняя высота 20 см, на почве можно встретить *Peltigera malacea* (Ach.) Funck, *P. canina* (L.) Willd., *P. horizontalis* (Huds.) Baumg., *P. didactyla* (With.) Laundon, *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm.

При описании лихеносинузий в основном использовалась методика, предложенная А. М. Окснером (1927). В первую очередь составлялось общее описание фитоценоза. Описание эпифитных синузий проводилось на площадках 20 × 20 см. Отдельно составлялось описание основания и нижней части ствола (от приземной части с выходящими на поверхность корнями до высоты 0.6 м), ствола (от

нижней части ствола до ветвей кроны) и ветвей кроны. Описания сопровождались детальным изучением экологических условий. Для деревьев важно было охарактеризовать морфологию коры. Для темнохвойных лесов сделано около 500 геоботанических описаний.

Господствующей древесной породой в темнохвойных лесах исследуемого региона является пихта. Дерево пихты характеризуется сложной синузиальной структурой на протяжении всего ствола. Прежде чем перейти к анализу лихеносинузий, отмечу, что в темнохвойных лесах они характеризовались на 5 основных древесных породах и 2 кустарниках (рябине и черемухе), причем среди лишайников-эпифитов, заселяющих анализируемые породы, преобладают виды с жизненными формами накипного слоевища (табл. 1). На втором месте по числу видов на всех древесных породах стоят виды с жизненными формами листоватого слоевища и на последнем, третьем, месте — кустистые лишайники.

В основании и нижней части ствола синузию с жизненной формой накипного слоевища образуют *Calicium salicinum* Pers., *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold, *Ochrolechia pallescens* (L.) Massal., *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl., *P. albescens* (Huds.) Choisy et Werner, *Bacidia sphaeroides* (Dicks.) Zahlbr., *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. Покрытие синузии не превышает 20%, встречаемость видов колеблется от 50 до 70%. В ходе сукцессий в основании и в нижней части ствола пихты развивается синузия, виды которой характеризуются листоватой жизненной формой. В синузии представлены *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray, *Hypogymnia bitteriana* (Zahlbr.) Räs., *H. physodes* (L.) Nyl., *Platismatia glauca* (L.) C. Culb. et W. Culb., *Leptogium cyanescens* (Hoffm.) Koerb., *Parmelia sulcata* Tayl., *Nephroma parile* (Ach.) Ach., *N. helveticum* Ach. с доминированием *Parmeliopsis ambigua* и содоминированием *Cetraria pinastri*. Общее покрытие синузии достигает 70% при средней встречаемости видов 65%. С дальнейшим ходом сукцессионных преобразований в основании и в нижней части ствола создаются условия, благоприятные для поселения лишайников с жизненной формой кустистого слоевища. Синузию формирует комплекс кладоний из *Cladonia ochrochlora* Flk., *C. chlorophaea* (Flk.) Spreng., *C. macilenta* Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr. с малым покрытием (в среднем 10%) и средней встречаемостью 60%.

На стволе пихты синузию с покрытием до 50% и высокой встречаемостью (до 90%) образуют накипные эпифлеодные виды: *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Lecidella euphorea* (Flk.) Hertel, *Lecanora argentata* (Ach.) Malme, *L. chlarona* (Ach.) Nyl., *L. symmicta*, *Pertusaria alpina* Hepp, *Rinodina pyrina*, *Pertusaria sommerfeltii* Flk., *Bacidia hegetschweileri* (Hepp) Vain., *Catinaria atropurpurea* (Schaer.) Vězda et Poelt. В ходе сукцессий на стволе пихты синузию с покрытием

ТАБЛИЦА 1

Соотношение видов лишайников по основным жизненным формам на анализируемых древесных породах в темнохвойных лесах

Древесная порода	Число видов			Общее число видов
	основные жизненные формы			
	накипная	листоватая	кустистая	
Пихта	50	28	20	98
Осина	37	27	8	72
Береза	35	20	10	65
Кедр	24	18	17	59
Липа	60	24	11	95
Рябина	62	31	12	105
Черемуха	47	18	6	71

40—60% и встречаемостью видов 80—90% формируют листоватые лишайники: *Parmelia olivacea* (L.) Ach., *P. exasperatula* Nyl., *Hypogymnia physodes, Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl., *Parmelia sulcata.*

На ветвях кроны пихты развивается синузия, которую образуют накипные *Buellia disciformis, Lecidella euphorea, Lecanora argentata, Cliostomum graniforme* (Hag.) Coppins, *Bacidia sphaeroides.* Общее покрытие синузии не превышает 15%, встречаемость видов данной синузии в среднем составляет 75%. В ходе сукцессий на ветвях пихты синузию формируют лишайники с жизненной формой кустистого слоевища: *Usnea hirta* (L.) Web., *U. longissima* Ach., *U. sublaxa* Vain., *U. subfloridana* Stirt., *Ramalina calicaris* (L.) Fr., *R. dilacerata* Hoffm., *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. fremontii* (Tuck.) Brodo et D. Hawksw., *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw., в которой доминирует *Usnea hirta*, содоминирует *U. longissima.* Встречаемость видов данной синузии достигает 100% при общем покрытии 60%.

Таким образом, пихта в темнохвойных лесах характеризуется 7—8-лихеносинузиальной структурой; это, как и для других древесных пород, объясняется возрастными изменениями коры, вызывающими сукцессионные смены данных растений, а также различными условиями влажности, освещенности, подверженности ветрам в разных типах местообитаний, выделяемых на протяжении ствола.

Следует подчеркнуть, что в черневых лесах лишайниковые синузии на пихте почти те же, что отмечены в целом для темнохвойных лесов, разве что в «черни» они несколько богаче. Здесь к стволовым добавляется синузия из гипофлеодных лишайников, которую с покрытием до 20% и встречаемостью 60—70% образуют *Arthonia mediella* Nyl., *A. radiata* (Pers.) Ach., *Opegrapha niveoatra* (Borr.) Laundon, *O. viridis* (Ach.) Nyl., *O. vulgata* (Ach.) Ach., *Arthopyrenia cembrina* (Anzi) Grumm. et D. Hawksw., *Graphis scripta* (L.) Ach. Кроме того, синузии ствола из видов с жизненными формами листоватого слоевища обогащаются лишайниками *Lobaria retigera* (Bory) Trevis., *L. scrobiculata* (Scop.) DC. in Lam. et DC., *Sticta nylanderiana* Zahlbr., *S. fuliginosa* (Dicks.) Ach., *Collema nigrescens* (Huds.) DC., большинство из которых — неморальные реликты, сохранившиеся здесь с неогена и являющиеся неотъемлемым компонентом черневой тайги.

Лишайников-эпифитов пихты в темнохвойных лесах насчитывается 98 видов, и пихта занимает второе после рябины место по видовому богатству лишайников. Второй преобладающей в темнохвойных лесах древесной породе — осине — свойственно 72 вида (четвертое место), причем анализ приуроченности видов к определенным древесным породам показал специфичность состава лишайников осины. Различия видового состава лишайников-эпифитов осин, как отмечалось ранее (Седельникова и др., 1989), прослеживаются с молодого возраста осин, когда на них поселяются гипофлеодные *Arthonia patellulata* Nyl., *Leptorhaphis atomaria* (Ach.) Szat., *L. lucida* Koerb., *Microthelia atomaria* (DC.) Koerb., формируя синузию с покрытием 25% и средней встречаемостью видов 65%. С возрастными изменениями коры дерево осины, как и все другие древесные породы, характеризуется четкой дифференциацией местообитаний на протяжении всего ствола. В основании и в нижней части ствола осины развиваются 2 геоплезные синузии, одну из которых составляют накипные эпифлеодные *Chaenothecopsis alboatra* (Flk.) Nádv., *Pachyospora mutabilis* (Ach.) Sedeln., *Caloplaca haematites* (Chaub. ex St.-Amans) Zw., *C. flavorubescens* (Huds.) Laundon, *Lecanora varia* (Ehrh.) Ach. с покрытием 30% и встречаемостью видов 60—70%. В ходе сукцессий основание и нижнюю часть ствола осины покрывает синузия из листоватых эпифитов: *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *P. tenella* (Scop.) DC. et Bitt., *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Physconia grisea* (Lam.) Poelt, *P. detersa* (Nyl.) Poelt, *Xanthoria candelaria* (L.) Arnold, *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein.

На стволе осины синузию с покрытием 40—50% и встречаемостью видов до 100% образуют накипные эпифлеодные *Lecanora populicola* (DC. in Lam. et DC.)

Duby, *Caloplaca cerina* (Ehrh.) Th. Fr., *C. haematites, C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, *Lecania dubitans* (Nyl.) A. L. Sm., *Rinodina pyrina, Buellia disciformis, Candelariella xanthostigma* (Pers.) Lett., *C. lutella* (Vain.) Rãs. На старовозрастных деревьях осин преобладающая роль в стволовых синузиях переходит к жизненным формам листоватого слоевища. Эти синузии характеризуются комплексами видов из родов *Phaeophyscia, Physcia, Physconia,* а также *Leptogium saturninum, Collema nigrescens, C. fragrans* (Sm.) Ach. em. Degel., *Xanthoria candelaria,* дающими покрытие в среднем 45% с встречаемостью 80—100%.

На ветвях кроны осины в синузии накипных лишайников отмечены те же виды, что и на стволе, с доминированием *Buellia disciformis* и содоминированием *Caloplaca holocarpa.* Покрытие видов на ветвях незначительное (в среднем 10%) с довольно высокой встречаемостью (до 90%). В ходе сукцессий на ветвях и стволе осины развивается синузия из кустистых лишайников с малым (до 20%) покрытием и высокой встречаемостью (70—80%). Ее формируют *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. sinensis* Jatta, *Evernia mesomorpha* Nyl., *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw.

Таким образом, начиная с молодых и кончая старовозрастными деревьями осина характеризуется своеобразными видами лишайников и их комплексами, свойственными только этой древесной породе.

Лишайниковый покров на стволах берез имеет 7—8-синузиальную структуру при видовом разнообразии 65 видов (шестое место по числу видов лишайников-эпифитов). Основание и нижнюю часть ствола березы покрывают 2 геоплезные синузии, которые формируются лишайниками различных биоморф. Вначале развивается синузия из видов с жизненной формой накипного слоевища с малым покрытием (до 25%) и встречаемостью 60—70%. В синузии представлены *Lepraria aeruginosa* Sm. ap. Sm. et Sow., *Pertusaria albescens, Chaenothecopsis alboatra, Lecanactis deminuens* (Nyl.) Vain. В ходе сукцессий в основании и в нижней части ствола березы преобладающая роль переходит к лишайникам с жизненными формами листоватого слоевища: *Parmelia soredica* Nyl., *Parmeliopsis ambigua, Cetraria pinastri, Parmelia sulcata, P. caperata* (L.) Ach., *Platismatia glauca, Hypogymnia physodes, Leptogium saturninum.* Покрытие синузии достигает 70% при средней встречаемости видов 75%.

Сложно переплетаются синузии из различных биоморф и на стволе березы. Покрытие до 30% при высокой встречаемости видов (до 100%) дает синузия, которую формируют виды с гипофлеодным слоевищем: *Leptorhapis epidermidis* (Ach.) Th. Fr., *Arthonia mediella, A. exilis* Anzi, *Microthelia wallrothii* Hepp, *Opegrapha rufescens* Pers. В ходе сукцессий развитие получают виды лишайников с эпифлеодным накипным слоевищем, которые образуют синузию со средним покрытием 35% и встречаемостью до 90%. Постоянными видами синузии являются *Lecanora symmicta, Bacidia hegetschweileri, B. rubella* (Hoffm.) Massal., *Lecanora vogulorum* Vain., *Buellia disciformis, Rinodina sophodes* (Ach.) Massal. Доминирует *Lecidella euphorea,* содоминирует *Buellia griseovirens* (Turn. et Borr. ex Sm.) Almb. В дальнейшем с возрастными изменениями коры березы на стволе развивается синузия листоватых лишайников, общее покрытие которой достигает 50% при средней встречаемости видов 80%. В синузии представлены *Parmelia olivacea, P. exasperatula, P. septentrionalis* (Lynge) Ahti, *P. sulcata, Hypogymnia physodes, Lobaria pulmonaria.*

На ветвях кроны синузию с малым покрытием (до 10%) и встречаемостью видов до 70% образуют накипные *Lecanora chlarona, Buellia griseovirens, Rinodina sophodes.* В ходе сукцессий на ветвях синузию с жизненной формой листоватого слоевища формирует комплекс пармелий из *Parmelia olivacea, P. exasperata, P. sulcata, P. septentrionalis.* Среднее покрытие синузии достигает 30% при встречаемости пармелий до 80%. Синузия из видов кустистого слоевища на ветвях кроны дает общее покрытие до 50% при средней встречаемости видов 75%. В ней представлены *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) DR., *Usnea fulvoreagens*

(Räs.) Räs., *U. filipendula* Stirt., *Bryoria implexa, B. nadvornikiana, Ramalina dilacerata, Evernia mesomorpha.*

Таким образом, в сложном переплетении лихеносинузий дерева березы, образующих целостный лишайниковый покров, четко прослеживается их сукцессионная взаимосвязь. Среди постоянных видов лихеносинузий, составивших около 53% от общего числа лишайников-эпифитов анализируемого дерева, *Leptorhaphis epidermidis, Microthelia wallrothii* и *Buellia griseovirens* свойственны только коре березы.

Видовой состав лишайников-эпифитов кедра в темнохвойных лесах представлен наименьшим числом видов (59). Взрослое дерево кедра характеризуется 7-лихеносинузиальной структурой. В основании и в нижней части ствола развиты 3 геоплезные синузии. В синузии из видов с накипной жизненной формой постоянными являются *Calicium glaucellum* Ach., *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell, *Ochrolechia pallescens* (L.) Massal., *Micarea prasina* Fr. Покрытие синузии не превышает 20% при средней встречаемости видов 60%. 2-ю геоплезную синузию с общим покрытием до 60% и средней встречаемостью видов 80% формируют листоватые лишайники: *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck., *Cetraria pinastri, Parmeliopsis aleurites* (Ach.) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold, *Hypogymnia physodes, Parmelia sulcata.* При определенных возрастных изменениях коры в нижней части ствола кедра развивается синузия из кустистых лишайников, которую образует комплекс кладоний из *Cladonia digitata* (L.) Hoffm., *C. ochrochlora, C. bacillaris* (Ach.) Nyl. с покрытием, не превышающим 20%, и довольно высокой встречаемостью (до 90%).

На стволе кедра в синузии накипных лишайников представлены *Lecanora symmicta, Lecidea helvola* (Koerb. ex Hellb.) Oliv., *Buellia punctata, Lecidella elaeochroma* (Ach.) Choisy с доминированием *Lecanora symmicta.* Общее покрытие синузии в среднем составляет 30% при встречаемости видов 80—90%. В ходе сукцессий на стволах кедра с общим покрытием до 50—60% при средней встречаемости видов 85% развивается синузия из листоватых *Parmelia soredica, Hypogymnia bitteriana, H. physodes, H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Lobaria pulmonaria.*

На ветвях кедра синузию с малым покрытием (до 15%), но высокой встречаемостью (80%) формируют накипные лишайники: *Buellia disciformis, Lecanora symmicta, Rinodina pyrina.* Значительного покрытия (до 60%) при средней встречаемости видов до 100% достигает синузия кустистых лишайников: *Usnea longissima, Evernia mesomorpha, Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Ramalina thrausta* (Ach.) Nyl., *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Usnea subfloridana.* Доминирует в синузии *Usnea longissima*, содоминирует *Evernia mesomorpha.*

Таким образом, среди лишайников-эпифитов кедра около половины видов (свыше 49%) — доминанты, содоминанты и постоянные виды лихеносинузий этой древесной породы.

Самым большим разнообразием лишайников-эпифитов в темнохвойных (в том числе черневых) лесах характеризуется рябина (105 видов), которая имеет жизненную форму одно- или малоствольного дерева третьей величины. Поражают значительное разнообразие и роль, которую играют неморальные лишайники в сложении лишайникового покрова на рябине. В основании и в нижней части ствола синузию с покрытием до 30% и встречаемостью 60—70% образуют накипные *Pertusaria globulifera* (Turn.) Massal., *P. amara, P. albescens, Pachyospora mutabilis.* В ходе сукцессий преобладающая роль переходит ко 2-й геоплезной синузии, постоянными видами которой являются листоватые *Leptogium cyanescens, L. saturninum, Lobaria pulmonaria, Physcia dubia* (Hoffm.) Lett., *P. tenella, Cetrelia cetrarioides* (Del. ex Duby) W. Culb. et C. Culb., *Hypogymnia physodes, Parmelia olivacea, P. sulcata.* Доминирует *Heterodermia speciosa* (Wulf.) Trevis., содоминирует *Nephroma laevigatum* Ach. Общее покрытие синузии в среднем составляет 65% при встречаемости видов до 100%.

Стволы молодых рябин с покрытием до 40% и средней встречаемостью видов 65% заселяет синузия гипофлеодных лишайников, в которую входят комплекс артоний из *Arthonia radiata, A. spadicea* Leight., *A. tumidula* (Ach.) Ach., кроме того, *Arthothelium ruanum* (Massal.) Zw., *Pertusaria alpina, Arthopyrenia punctiformis* Massal., *Graphis scripta* (L.) Ach., *Phaeographis dendritica* (Ach.) Müll. Arg. С возрастными изменениями коры рябины значительная роль в сложении синузии переходит к эпифлеодным видам: *Lecanora carpinea* (L.) Vain., *L. chlarona, Bacidia hegetschweileri, B. rosella* (Pers.) DNot., *Lecidella euphorea, Rinodina pyrina, Buellia erubescens* с общим покрытием 30—50% и средней встречаемостью видов 80%. С течением времени ведущую роль на стволах рябин играет синузия, сформированная видами с жизненной формой листоватого слоевища. В ней представлены *Lobaria pulmonaria, Parmelia olivacea, P. exasperata* (Ach.) DNot., *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv. em. Bitt., *P. tenella, Physconia distorta* (With.) Laundon, *Sticta nylanderiana, Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *Collema furfuraceum* (Arnold) DR. em. Degel. Незначительное покрытие (до 20%), но высокую встречаемость (80—90%) дает на стволах рябин синузия кустистых рамалин — *Ramalina calicaris, R. farinacea, R. sinensis,* а также *Evernia mesomorpha,* в которой доминирует *Ramalina calicaris.*

На ветвях рябин развивается синузия кустистых лишайников, которую формируют *Usnea sublaxa, Bryoria nadvornikiana, Ramalina dilacerata, R. calicaris, Evernia mesomorpha, Usnea longissima* с встречаемостью видов 70—80% при общем покрытии 20—30%. Следовательно, дерево рябины характеризуется 7—8-синузиальной структурой, причем около 43% лишайников-эпифитов — постоянные виды, доминанты и содоминанты лихеносинузий этой породы.

Черемуха, как и рябина, имеет жизненную форму одно- или малоствольного дерева третьей величины и в темнохвойных лесах представлена в среднем ярусе. По видовому разнообразию растущих на ней лишайников-эпифитов (71 вид) черемуха среди анализируемых древесных пород занимает пятое место. В основании и в нижней части ее ствола развивается синузия накипных видов с общим покрытием 25% и средней встречаемостью видов 68%. Синузию образуют *Pachyospora mutabilis, Lepraria aeruginosa, Micarea cinerea* (Schaer.) Hedl., *Pertusaria amara.* В ходе сукцессий развивается 2-я геоплезная синузия, в которой ведущая роль переходит к листоватым лишайникам: *Cetrelia cetrarioides, Cetraria pinastri, Hypogymnia physodes, H. tubulosa, Physconia grisea* с общим покрытием 50% и средней встречаемостью видов 85%.

На стволах черемух с большим покрытием (50—60%) и высокой встречаемостью видов (100%) развитие получают синузия накипных лишайников: *Arthopyrenia rhyponta* (Ach.) Massal., *Calicium adaequatum* Nyl., комплекс артоний из *Arthonia radiata, A. spadicea, A. exilis, A. mediella*; кроме того, здесь постоянны *Graphis scripta, Lecanora carpinea, L. pulicaris* (Pers.) Ach., *Pertusaria alpina, Biatora vernalis* (L.) Fr., *Bacidia rosella, Rinodina sophodes.* С возрастными изменениями коры черемухи на ее стволе формируется синузия листоватых лишайников: *Parmelia exasperata, Physcia tenella, P. aipolia, Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Lobaria pulmonaria, Hypogymnia physodes.* Общее покрытие синузии составляет 45—55% при средней встречаемости видов 82%.

На ветвях кроны синузию с жизненной формой накипного слоевища образуют *Buellia erubescens* Arnold, *Arthopyrenia rhyponta, Calicium adaequatum, Arthonia exilis, Rinodina sophodes, R. pyrina, Candelariella xanthostigma.* Покрытие синузии невелико (15—20%) при довольно высокой встречаемости видов (до 90%). Из листоватых лишайников, к которым со временем переходит значительная роль, в синузии представлены *Parmelia olivacea, P. exasperata, P. sulcata, Physcia aipolia.* Покрытие данной синузии достигает 40%, встречаемость видов колеблется от 65 до 80%. На ветвях кроны синузию с общим покрытием 30% и встречаемостью видов 55—75% формируют также виды с жизненной формой кустистого

слоевища. Постоянными видами синузии являются *Ramalina calicaris, Evernia mesomorpha, Usnea filipendula, Bryoria furcellata.*

Таким образом, дерево черемухи характеризуется 7-лихеносинузиальной структурой, причем ее стволу и ветвям свойствен своеобразный комплекс видов из *Arthopyrenia rhyponta, Arthonia exilis* и *Calicium adaequatum*, в таком сочетании на других древесных породах не встречающийся, что уже отмечалось ранее для черневой тайги Салаира (Седельникова и др., 1989). Из всех лишайников-эпифитов черемухи половина видов (50.7%) — доминанты, содоминанты и постоянные виды лихеносинузий этой древесной породы.

Особо следует остановиться на липовых лесах, которые по сравнению с темнохвойной тайгой, в том числе и с другими типами лесов черневого подпояса, отличаются максимальным количеством видов неморальных реликтов. Липа сибирская является единственным представителем древесных неморальных реликтов на анализируемой территории. Чистые насаждения липы встречаются лишь в центре Кузедеевского массива Горной Шории, а по окраинам, особенно на северных склонах, к липе примешиваются пихта, осина, береза, рябина и черемуха. Даже там, где липа является доминирующей породой и ее ствол поднимается на высоту 25—30 м, достигая в диаметре 60 см, в первый ярус древостоя выходит и пихта. Древостой липняков характеризуется следующими показателями: 7Л1П1Б1О (Л — липа, П — пихта, Б — береза, О — осина) либо 8Л1Б1О, II класс бонитета, полнота 0.5—0.6. Значительную фитоценотическую роль в составе травянистого яруса липовых лесов играют неморальные реликты. Некоторые из них, такие как *Asarum europaeum, Festuca altissima* All., *Sanicula europaea* L., *Galium odoratum, Dryopteris filix-mas*, относятся к доминантам травостоя. Количество реликтов среди высших сосудистых растений в Кузедеевском липовом лесу, по данным А. В. Положий и Э. Д. Крапивкиной (1985), составляет в среднем 12 видов на участке 500 м^2.

Мною в 1967—1968 гг. исследовалась лихенофлора липняков, для них было определено (Водопьянова, 1970) 62 вида лишайников, представленных 70 формами. Как и в черневых лесах, в напочвенном покрове лишайники не обнаружены. В 80-е годы сборы по лишайникам Горной Шории, в том числе и по липнякам, пересматривались. В настоящее время в составе лишайников-эпифитов липы 95 видов, и по их разнообразию липа среди анализируемых древесных пород вышла на третье место.

В основании и в нижней части ствола липы в синузии накипных лишайников отмечены *Pertusaria amara, P. albescens, P. henrici* (Harm.) Erich., *Pachyphiale fagicola* (Hepp in Arnold) Zw., *Chrysothrix candelaris* (L.) Laundon с доминированием первого вида. Общее покрытие синузии в среднем составляет 30% при встречаемости видов 95%. Во 2-й геоплезной синузии, состоящей из листоватых лишайников, постоянными являются *Lobaria pulmonaria, Sticta nylanderiana, Pannaria conoplea, Collema fragrans, Hypogymnia physodes, Leptogium saturninum, Parmelia exasperata, P. sulcata.* Доминирует *Leptogium cyanescens*, содоминирует *Heterodermia speciosa.* В ходе сукцессий на старой разрушенной коре происходит смена лихеносинузий и развитие получает 3-я геоплезная синузия из кустистых лишайников: *Cladonia digitata, C. chlorophaea, C. ochrochlora, C. fimbriata.* Общее покрытие синузии незначительное (до 15%) при средней встречаемости видов 60%.

На стволах молодых лип широко распространена синузия гипофлеодных лишайников, среди постоянных видов которой отмечены *Arthothelium ruanum* (Massal.) Zw., комплекс артоний из *Arthonia exilis, A. spadicea, A. radiata, A. punctiformis* Ach., *A. elegans* (Ach.) Almqu., кроме того, *Opegrapha atra* Pers., *O. rufescens, Arthopyrenia punctiformis, Graphis scripta.* Общее покрытие составляет 40% при средней встречаемости видов 87%. С возрастными изменениями коры липы ключевые позиции на стволах лип переходят к синузии эпифлеодных лишайников. Формируют ее *Pertusaria alpina, Lecanora cateilea* (Ach.) Massal.,

L. symmicta, Catinaria atropurpurea, Caloplaca flavorubescens, Buellia disciformis, Rinodina archaea Arnold, *R. pyrina, Cliostomum graniforme* с общим покрытием 30—40% при средней встречаемости видов 75%. С дальнейшими изменениями коры липы значительную роль на стволах начинают играть листоватые лишайники, образующие синузию с общим покрытием до 60% при средней встречаемости видов 95%. Постоянными видами являются *Pannaria conoplea, Lobaria pulmonaria, L. scrobiculata, Sticta nylanderiana, Physconia distorta, Hypogymnia physodes, Phaeophyscia ciliata, Parmelia glabra* (Schaer.) Nyl., *P. sulcata, P. exasperata.* Доминирует в синузии *Leptogium cyanescens*, содоминирует *Physcia tenella.*

На ветвях кроны в синузии накипных лишайников представлены почти те же виды, что и на стволе: *Buellia disciformis, Rinodina pyrina, Lecanora symmicta, Caloplaca cerina, Catinaria atropurpurea*, но с гораздо меньшими покрытием (до 20%) и средней встречаемостью (60%). В синузии кустистых лишайников на ветвях отмечены *Ramalina calicaris, Usnea longissima, U. fulvoreagens, Bryoria furcellata, Evernia mesomorpha, Ramalina farinacea, R. sinensis.* Покрытие синузии в среднем составляет 30%, встречаемость видов достигает 80%, доминирует *Ramalina calicaris.*

Таким образом, дерево липы характеризуется 8-лихеносинузиальной структурой, причем около 54% ее лишайников-эпифитов — постоянные виды, доминанты и содоминанты лихеносинузий.

Если при ботанико-географическом районировании решающее значение, как правило, придается анализу соотношения различных элементов флоры вне зависимости от роли видов в сложении растительного покрова, то в представляемой работе сделана попытка выяснить соотношения ценотически активных элементов. Анализ географических спектров синузиальных видов по каждой из анализируемых древесных пород показал, что все синузиальные лишайники-эпифиты относятся к трем географическим элементам — неморальному, монтанному и бореальному (табл. 2).

Как следует из табл. 2, на лиственных породах, кроме березы и осины, преобладают ценотически активные неморальные лишайники, а на хвойных и березе — бореальные. Если учесть, что среди ценотически активных монтанных лишайников генезис значительного числа связан с неморальной тургайской и даже с тропической и субтропической полтавской флорами, то общая доля неморальных лишайников возрастет. Имеются в виду такие монтанные виды, как *Leptogium cyanescens, Pannaria conoplea, Pertusaria alpina, Buellia erubescens, Parmelia olivacea, Usnea fulvoreagens* и др.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение синузиальных видов лишайников-эпифитов темнохвойных лесов по анализируемым древесным породам и географическим элементам

Древесная порода	Число видов в географическом элементе			Общее число синузиальных видов
	неморальном	монтанном	бореальном	
Пихта	19/35	12/22	23/43	54
Осина	11/35	12/39	8/26	31
Береза	9/24	9/24	20/52	38
Кедр	4/14	2/7	23/79	29
Рябина	26/58	11/24	8/18	45
Черемуха	15/42	11/30	10/28	36
Липа	30/59	11/21	10/20	51

Примечание. В числителе дроби — абсолютное число, в знаменателе — % от числа синузиальных видов на древесной породе.

Таким образом, название Subnemorosa, данное формации черневой тайги Л. В. Шумиловой (1962), я считаю вполне оправданным, подчеркивающим своеобразие и обогащенность этой тайги неморальными реликтами, что подтвердилось и данными анализа ценотически активных видов лишайников-эпифитов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водопьянова Н. В. Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1970. № 5. С. 56—58. — *Окснер А. М.* До вивчення флори обрiсникiв кам'янистих вiдслонень України // Вiсн. Київськ. бот. саду. 1927. № 5-6. С. 23—82. — *Положий А. В., Крапивкина Э. Д.* Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1985. 156 с. — *Седельникова Н. В., Лащинский Н. Н., Лузанов В. Г.* Эпифитные лишайники черневых лесов Салаира (Алтае-Саянская горная система) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1572—1583. — *Шумилова Л. В.* Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 437 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 5 I 1993

SUMMARY

The results of study in the lichen synusia on seven main woody species is presented: fir, aspen, birch, cedar, lime, rowan and bird-cherry. It was noted that nemoral epiphitic lichens predominate among the active species.

УДК 581.112 : 581.526.42

В. И. Абражко, М. А. Абражко

ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ В ЗАСУХУ

V. I. ABRAZHKO, M. A. ABRAZHKO. WATER RELATIONS OF PLANTS IN SPRUCE FORESTS UNDER DROUGHT CONDITIONS

Дан сравнительный анализ водного режима основных доминантов и эдификаторов сообществ коренных еловых лесов в засуху. Чувствительность изученных видов к водному стрессу во многом обусловлена характером развития и глубиной корневых систем. По механизмам регуляции и устойчивости к водному стрессу растения еловых лесов хорошо дифференцированы. Обсуждаются нормы реакций и адаптивные возможности различных видов, позволяющие им переносить засуху и удерживать свои ценотические позиции в составе еловых лесов.

Коренные еловые леса формируются в условиях повышенного атмосферного и почвенного увлажнения. Об этом свидетельствует и тот факт, что подавляющее большинство видов, определяющих флористический состав и структуру этих сообществ, являются типичными мезо- и гигромезофитами (Шенников, 1950; Pisek, 1956; Горышина, 1979; Ellenberg, 1979; и др.). Вместе с тем накопилось немало свидетельств того, что в результате погодичных флуктуаций в сообществах еловых лесов наблюдаются и существенные отклонения от нормальных погодных условий, которые проявляются в виде засух. Происходят нарушения водного баланса растений и сообществ, часто приводящие к усыханию древостоев, перестройке и изменению структуры фитоценозов коренных еловых лесов (Маслов, 1972; Абражко, 1988; Schmidt-Vogt, 1989; и др.).

К сожалению, в настоящее время мы не располагаем достаточными сведениями о реакциях на засуху растений этих экосистем. В связи с этим в настоящем сообщении мы попытались на фактическом материале проследить за нормами реакций некоторых доминантов и эдификаторов сообществ коренных еловых лесов на водный стресс в засуху и выяснить главные механизмы регуляции их водного режима в этот критический период.

Материал и методика

Полевые исследования осуществлялись в субклимаксовых сообществах ельников на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (ЦЛБГЗ; Тверская обл.). Они представляют собой хорошо выраженный эколого-ценотический ряд и классифицируются как ельники: липняково-ясменниковый (Piceetum tilioso-asperulosum), кисличный (P. oxalidosum), чернично-кисличный (P. myrtilloso-oxalidosum), черничный (P. myrtillosum), сфагново-черничный (P. sphagnoso-myrtillosum), чернично-пушицево-сфагновый (P. myrtilloso-eriophoroso-sphagnosum). Сообщества этих типов наиболее широко представлены в структуре лесного покрова восточноевропейской тайги. По мере нарастания избыточного увлажнения в них происходят упрощение структуры и уменьшение видового разнообразия, смена доминантов нижних ярусов, снижение

продуктивности. Детальная характеристика изученных сообществ приведена в ряде публикаций (Структура ..., 1973; Факторы ..., 1983; и др.).

Оценка водного режима растений строилась на основе комплексного изучения их основных эколого-физиологических показателей, факторов фитоклимата, влагообеспеченности почв.

Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950). Измерения сосущей силы хвои и листьев проводили компенсационным методом с помощью рефрактометра (Максимов, Петинов, 1948), корней — по специально разработанной методике (Абражко, 1974). Водный дефицит охвоенных побегов определяли путем насыщения дистиллированной водой в пробирках не менее чем в течение 1 сут и выражали в процентах от содержания воды в побегах после их насыщения (Stocker, 1929). Образцы брали из середины крон деревьев. Водный дефицит у трав измеряли в основном по методу I. Catsky (1962), а также путем насыщения отдельных листьев. Регулярные определения давления почвенной влаги (ДПВ) в полевых условиях в диапазоне от 0 до −0.5 атм осуществляли тензиометрами. Величины более низких значений рассчитывали с помощью тарировочных кривых зависимости ДПВ от влажности почвы, полученных криоскопическим и психрометрическим методами. Для оценки влагообеспеченности деревьев использовали специальный показатель — коэффициент почвенной влагообеспеченности, учитывающий дифференцированное распределение сосущих корней в связи с доступностью влаги в горизонтах их сосредоточения. Он рассчитывается как суммарная величина отдельных произведений ДПВ на долю сосущих корней в тех же горизонтах почвы.

Результаты и их обсуждение

Гидротермический коэффициент (ГТК) изученной территории достаточно высок и составляет в среднем 1.8. Среднегодовое количество осадков за последний 30-летний период составило 704 мм. Как показывают непосредственные наблюдения, амплитуда изменчивости метеофакторов и погодных условий района исследований (особенно режима увлажнения) весьма значительна (табл. 1). На общем благоприятном фоне влагообеспеченности таежных экосистем хорошо прослеживаются периодически повторяющиеся в ЦЛБГЗ засухи (в 1938—1939 гг., в 1972 и 1992 г.).

О засухе 1938—1939 гг. свидетельствуют почвенно-гидрологические исследования и визуальные наблюдения за состоянием древостоев и растений нижних ярусов (Трофимов, 1949; Васильев, 1950; Роде, 1950). К сожалению, эколого-физиологических исследований в эти годы не проводилось.

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячная температура воздуха, осадки и гидротермические коэффициенты в периоды засух и избыточного увлажнения (1938—1992 гг.)

Месяцы	Температура, °С						Осадки, мм						Гидротермический коэффициент					
	1938	1939	1972	1980	1987	1992	1938	1939	1972	1980	1987	1992	1938	1939	1972	1980	1987	1992
Июнь	13.7	15.3	16.7	15.9	14.8	14.5	82.7	24.9	57.6	41.3	134.1	15.8	2.01	0.54	1.15	0.87	3.02	0.36
Июль	21.4	18.4	19.5	15.5	14.6	16.7	48.9	56.8	104.0	129.1	62.2	21.1	0.74	1.00	1.72	2.69	1.42	0.42
Август	19.4	17.5	17.2	13.3	12.7	16.1	25.5	3.8	18.3	203.2	187.0	58.6	0.42	0.07	0.34	4.93	4.91	1.21
Среднее	18.2	17.1	17.8	14.9	14.0	15.8	—	—	—	—	—	—	1.06	0.54	1.07	2.83	3.12	0.66

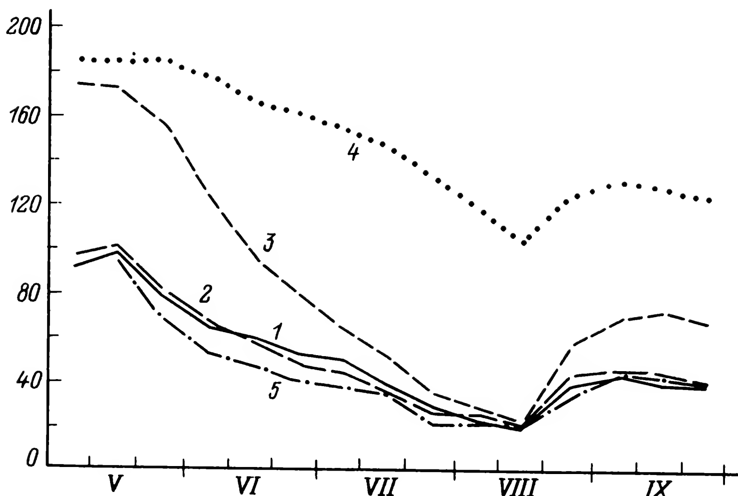


Рис. 1. Динамика запасов влаги в 1992 г. в слое почвы 0—20 см в сообществах ельников.

Ельники: 1 — чернично-кисличный, 2 — липняково-ясменниковый, 3 — сфагново-черничный, 4 — чернично-пушицево-сфагновый, 5 — черничный. По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — запас влаги, мм.

Характерной особенностью засухи 1992 г. является то, что она захватила самый активный период вегетации — июнь—июль. Во второй половине мая осадков не выпадало, однако вследствие еще не израсходованных весенних влагозапасов дефицита почвенной влаги в конце мая не наблюдалось. Существенное иссушение верхнего слоя почвы начало прослеживаться лишь во второй половине июня (рис. 1). За 3 месяца — со второй половины мая до первой половины августа — выпало 42.4 мм осадков, что составило всего 17% от средней многолетней нормы. Для сравнения отметим, что в августе—сентябре 1972 г. выпало соответственно 23% осадков. В целом засуха в 1972 г. была менее напряженной и опасной, чем в 1992 г., поскольку наблюдалась во второй половине лета, когда у многих видов трав фактически уже заканчивался период вегетации.

Повышенная напряженность метеофакторов в 1992 г. начала прослеживаться уже со второй половины мая. Жаркие солнечные дни с ветром характеризовались низкой влажностью воздуха с высоким дефицитом давления диффузии атмосферной влаги, которое в дневные часы часто превышало 1500—1800 атм. В июне—августе напряженность факторов фитоклимата еще более возросла, часто наблюдались суховеи.

Малое количество осадков в сочетании с высокой напряженностью погодных условий, способствовавшие повышению эвапотранспирационных расходов сообществами, привели к быстрому истощению запасов почвенной влаги в первую очередь в верхних горизонтах почвы, где сосредоточена основная масса сосущих корней деревьев, трав и кустарничков (рис. 1). Динамика запасов влаги слоя почвы 0—20 см в сообществах различных типов имеет сходный характер. Торфяные почвы ельника сфагново-черничного обладают более низкой водоудерживающей способностью, поэтому в их корнеобитаемом слое гораздо интенсивнее уменьшаются запасы влаги, чем в суглинистых почвах высокопродуктивных ельников. Однако из-за своего местоположения и лучшей дренированности в почвах последних систем происходит более сильное снижение уровня почвенно-грунтовых вод (рис. 2). Наименьшее истощение запасов влаги наблюдалось в почве сильно заболоченного ельника чернично-пушицево-сфагнового.

Падение запасов влаги ниже величин влажности завядания (−15 атм) отмечалось в верхних горизонтах почвы выровненных участков во всех типах сооб-

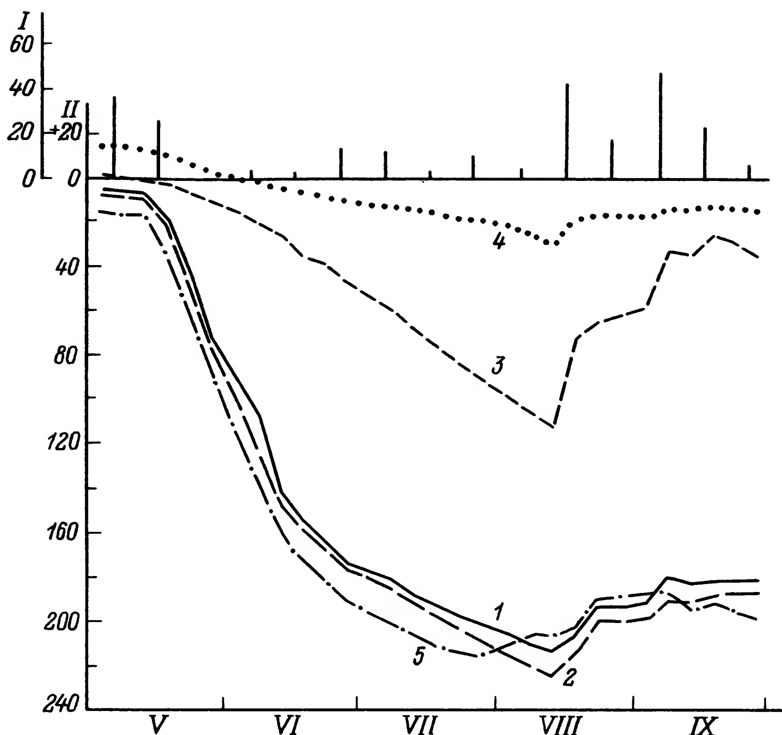


Рис. 2. Динамика уровня почвенно-грунтовых вод по пентадам в ельниках в 1992 г.

По осям абсцисс — календарные месяцы; по осям ординат: *I* — подекадные осадки, мм; *II* — глубина, см. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ществ (рис. 3). Особенно низким ДПВ было в ельнике черничном. За период засухи доступная почвенная влага в слое 0—5 см здесь отсутствовала около 0.5 месяца, в то время как в ельнике сфагново-черничном — всего в течение 3 дней. Значительно уменьшалась и влажность нижележащих горизонтов, однако доступная почвенная влага в нижней части корнеобитаемого слоя для деревьев ели всегда присутствовала во всех сообществах. При этом необходимо отметить, что повышения нанорельефа подвергались более сильному и продолжительному иссушению. Особенно парадоксальная ситуация наблюдалась в ельнике чернично-пушицево-сфагновом, где ДПВ в повышениях снижалось сильнее всего и было ниже −40 атм, в то время как в почве выровненных участков оно не опускалось ниже −0.3 атм.

Условия влагообеспеченности в сообществах высокопродуктивных систем складывались наименее благоприятно, что подтверждается и коэффициентами почвенной влагообеспеченности ели (рис. 4). При этом различия между ельниками липняково-ясменниковым, кисличным и чернично-кисличным оказались небольшими. Хотя доступность почвенной влаги в ельнике сфагново-черничном тоже может сильно снижаться, продолжительность неблагоприятных периодов здесь меньше, чем в высокопродуктивных системах. Так, в отличие от последних, ДПВ в 1992 г. в ельнике сфагново-черничном стало заметно падать гораздо позже — лишь с июля (рис. 3, 4).

Для оценки влияния засухи на коренные леса важно прежде всего проследить за нормами реакций на водный стресс главного эдификатора сообществ — древостоев ели. Данные наблюдений (табл. 2) свидетельствуют о том, что нарушения водного баланса деревьев в засушливые периоды прослеживаются в сообществах

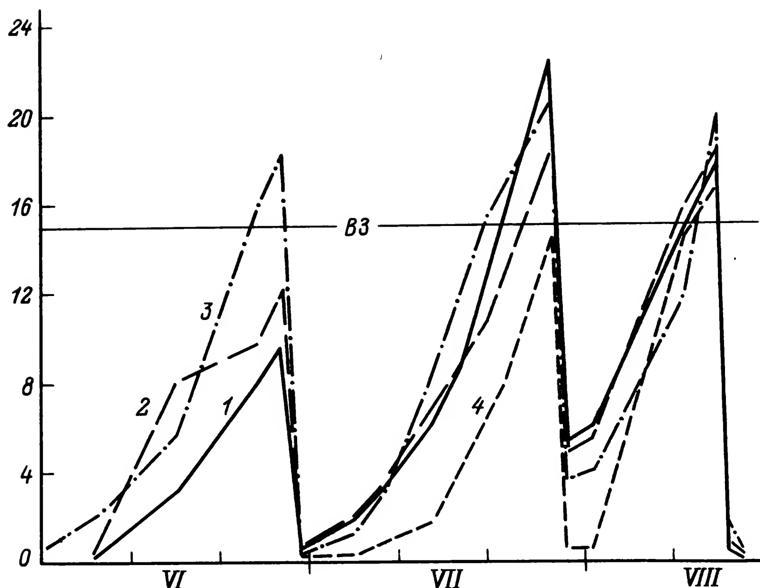


Рис. 3. Динамика давления почвенной влаги в верхнем горизонте почвы в засушливый период 1992 г.

1 — подстилка (0—6 см) в ельнике чернично-кисличном; *2* — подстилка (0—4 см) в ельнике липняково-ясменниковом; *3* — верхний слой подстилки (0—5 см) в ельнике черничном; *4* — слой 0—5 см в ельнике сфагново-черничном. Горизонтальная линия (*ВЗ*) — давление почвенной влаги, соответствующее влажности завядания. По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — давление почвенной влаги, атм.

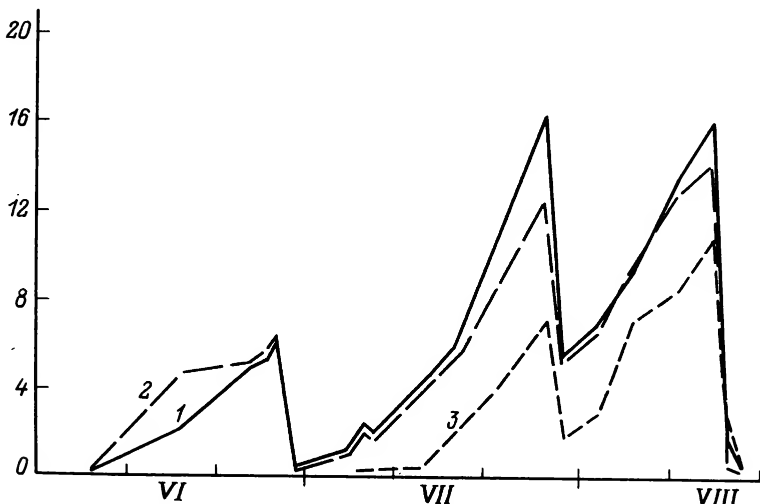


Рис. 4. Коэффициенты почвенной влагообеспеченности ели в засушливый период 1992 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

всех типов. Диапазон величин полученных характеристик весьма значителен, что отражает как динамику напряженности отдельных периодов засухи, так и индивидуальные различия в способности деревьев регулировать свой водообмен в зависимости от их жизненного состояния. Значения максимальных характеристик водного режима хвои оказались близкими к сублетальным значениям,

ТАБЛИЦА 2

Усредненные показатели водного режима деревьев *Picea abies* в засушливые периоды вегетации 1972 и 1992 г. (хвоя 2—3-го года, в скобках — сублетальные значения)

Тип сообщества	Водный дефицит, %	Сосущая сила хвои, атм	Сосущая сила корней, атм
Piceetum tilioso-asperulosum	23—(54)	34—(65)	16—27
P. oxalidoso-dryopteridosum	21—35	32—39	13—18
P. oxalidosum	21—38	31—46	17—23
P. myrtilloso-oxalidosum	22 (52)	32—49	15—27
P. myrtillosum	22—(50)	30—(58)	17—26
P. sphagnoso-myrtillosum	19—41	29—42	11—27
P. murtilloso-eriophoroso-sphagnosum	20—37	30—35	6—22

установленным для *Picea abies*[1] (Pisek, Berger, 1938; Pisek, Tranquillini, 1951; Lyr et al., 1967; Лархер, 1978; и др.), а иногда и превышали их, что было зафиксировано уже у явно усыхающих деревьев. У большинства же деревьев показатели водного режима оказались значительно ниже сублетальных значений. Древостои высокопродуктивных ельников проявили бóльшую чувствительность к засухе, чем ельники сфагновые.

Необходимо отметить, что некоторое нарушение водообмена в кронах деревьев ели прослеживается и во влагообеспеченные периоды, когда наблюдаются повреждение и осыпание хвои, особенно при сильном ветре. Такие непродолжительные периоды наступают через несколько жарких сухих дней не только летом, но и весной. В ельниках высокопродуктивных систем этот процесс наблюдается чаще и протекает интенсивнее. ДПВ в это время часто бывает выше −0.1 атм, что явно свидетельствует о высокой чувствительности ели к повышенной напряженности метеофакторов. При этом выясняется, что водный дефицит в осыпающейся зеленой хвое часто не превышает 25—30%, что гораздо ниже сублетального значения — 45—55% (Chien-Ren Chu, 1935—1936; Pisek, Berger, 1938; Pisek, 1956; Лархер, 1978; и др.). Очевидно, что это явление тесно связано с повышенной солнечной радиацией, перегревом и подсыханием хвои. В свое время на эту важную особенность ели европейской обратили внимание A. Pisek и E. Winkler (1953), которые отметили, что хвоя ели может часто подсыхать и очень легко отрываться, не достигая сублетального состояния. Это зачастую и предопределяет преждевременное отмирание деревьев.

Сильное истощение влагозапасов корнеобитаемого слоя способствовало значительному ухудшению водоснабжения деревьев, о чем свидетельствуют и низкие коэффициенты почвенной влагообеспеченности, которые снижались до −14÷−16 атм. В этих условиях из-за обострения конкуренции между деревьями за почвенную влагу сильно возрастала сосущая сила их корней, которая достигала в верхнем слое почвы 26—27 атм. При этом эффективность поглощения корнями влаги из почвы снижалась вследствие опробковения и частичного отмирания значительной массы сосущих окончаний. Так, в августе 1992 г. доля физиологически активных корешков в верхнем горизонте почвы снизилась у деревьев ели до 8—15%. Несколько больше их было в ельнике сфагново-черничном, меньше — в ельнике черничном. Вследствие уменьшения потребления почвенной влаги интенсивность транспирации многих деревьев снизилась в 3—4 раза по сравнению с интенсивностью во влагообеспеченные периоды.

Явные признаки усыхания первых деревьев ели в 1992 г. были зафиксированы уже в конце июня в ельнике липняково-ясменниковом, когда засуха еще не

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

достигла высокой напряженности. В сообществах этого типа отмирание деревьев было наиболее массовым и продолжительным. При этом выяснилось, что, как и в ельниках других типов, с увеличением плотности эдифицирующих синузий доля отпада деревьев, как правило, повышалась. Дело в том, что с увеличением плотности древесного яруса скорость потребления почвенной влаги древостоем возрастает, что, несомненно, приводит к обострению корневой конкуренции между деревьями и увеличивает их отпад. Кроме того, высокая полнота насаждения способствует и большему задержанию осадков пологом древостоя, снижает долю поступления их в почву, что также усиливает водный стресс, особенно в период недостаточного атмосферного увлажнения. Так, например, в 1972 г. массовое усыхание деревьев на пробной площади высокополнотного древостоя (0.97) ельника чернично-кисличного составило более 30%. В 1992 г., несмотря на более сильную засуху, здесь в уже изреженном древостое наблюдался отпад лишь отдельных деревьев.

Усыхание деревьев в ельнике сфагново-черничном отмечалось позднее, чем в высокопродуктивных системах. Оно началось во второй половине июля и было менее интенсивным.

В отличие от засухи 1972 г. в заболоченном и сильно изреженном в 1980—1981 гг. ельнике чернично-пушицево-сфагновом усыхания деревьев в 1992 г. фактически не произошло, да и ДПВ здесь было высоким, что свидетельствовало о присутствии легкодоступной влаги.

Повышенная чувствительность высокопродуктивных древостоев ели к водному стрессу отчасти объясняется и более низким коэффициентом водного обслуживания хвои всасывающими корнями по сравнению с таковым у древостоев сфагновых ельников (Абражко, Карпов, 1973).

Необходимо отметить, что усыхание эдифицирующих синузий древостоев как главных трансформаторов фитосреды и регуляторов межпопуляционных отношений приводит к формированию растительных группировок нового видового состава и структуры подчиненных ярусов. Масштабы и характер этого процесса зависят от степени распада древостоев и типа сообществ. Небольшие локальные разрушения древесного яруса способствуют лишь частичным изменениям в составе сообществ. Сильный распад древостоев, особенно в высокопродуктивных системах, приводит уже к экоэкзодинамическим сменам субклимаксовых сообществ.

Нарушение водного баланса в засуху 1992 г. отмечалось и у других древесных и кустарниковых пород. У различных видов водный стресс проявлялся неодинаково и в различных типах местообитаний протекал по-разному. Эффекты засухи начали ясно прослеживаться уже к середине июля, когда хорошо обозначились преждевременное пожелтение, побурение, скручивание и отпадение значительной части листьев у *Betula pendula, B. pubescens, Alnus incana, Tilia cordata, Larix* sp., *Salix caprea, Padus avium, Sorbus aucuparia, Corylus avellana* и др. При этом было хорошо заметно, что в ельниках повреждение деревьев несколько слабее, чем на открытых местах и в посадках. Весьма поразительно, что отмирание и опадение листьев у деревьев и кустарников происходили при низком водном дефиците и высокой их оводненности (табл. 3). Интересно, что зафиксированные величины водного дефицита зачастую были ниже максимальных значений, отмеченных нами во влагообеспеченные периоды у этих растений в их нормальном состоянии. Водный дефицит листьев оказался существенно меньше, а оводненность — соответственно выше сублетальных величин, установленных для этих видов некоторыми исследователями (Pisek, Berger, 1938; Arvidsson, 1951; Pisek, Winkler, 1953; Lyr et al., 1967; Лархер, 1978; Невский, 1985; и др.). Согласно этим сведениям, сублетальный водный дефицит для большинства изученных деревьев и кустарников находится в диапазоне 40—70%. Эти величины превышают наблюдаемые нами значения реального водного дефицита у растений при листопаде в засуху более чем в 3—5 раз. Например, массовое пожелтение и

ТАБЛИЦА 3

Водный дефицит и содержание воды в листьях деревьев и кустарников в засушливый период (23—27 июля 1992 г.)

Тип сообщества	Виды	Водный дефицит, %	Содержание воды, %
Piceetum tilioso-asperulosum	*Betula pendula*	11.2	59.3
	Populus tremula	13.9	57.4
	Tilia cordata	15.3	65.4
	Salix caprea	16.8	62.1
	Sorbus aucuparia	17.9	62.9
	Corylus avellana	17.9	62.0
P. myrtilloso-oxalidosum	*Betula pendula*	12.7	58.7
	Populus tremula	14.6	56.6
	Sorbus aucuparia	19.5	61.2
P. sphagnoso-myrtillosum	*Betula pubescens*	10.7	58.1
Открытая опушка смешанного леса южной экспозиции	*Betula pendula*:		
	зеленые листья	10.3	60.8
	желтые листья	10.0	67.1
	Alnus incana:		
	зеленые листья	13.7	59.0
	темно-бурые листья	13.3	61.6
	Salix caprea	21.8	60.4
	Sorbus aucuparia	23.5	59.8
	Corylus avellana:		
	зеленые листья	6.4	62.9
	желто-бурые листья	6.0	68.6

опадение листьев у *Betula pendula* происходили при водном дефиците 8—12%, в то время как сублетальное значение этого показателя составляет 50—53%. Еще более значительное различие наблюдалось у *Corilus avellana*. Побурение и сброс листьев у этого кустарника отмечались при очень низком водном дефиците — 6%. Механизмы этого явления пока не совсем ясны, хотя четко обусловлены засухой.

Повреждение, пожелтение и опадение листьев у деревьев и кустарников в засушливые периоды при низком водном дефиците, который был значительно меньше сублетальных значений, наблюдали многие исследователи (Chien-Ren Chu, 1935—1936; Rouschal, 1938; Arvidsson, 1951; и др.). Обсуждая это явление, они отмечали, что в основе повреждения и осыпания листьев у растений в засуху лежат механизмы косвенного влияния дефицита влаги. Листья опадают прежде, чем наступает их повреждение непосредственно от засухи.

В результате засухи к середине августа пожелтение листьев у многих деревьев и кустарников на открытых местах превышало 40—60%. В лесу этот процесс протекал менее интенсивно. После выпадения дождей и окончания засушливого периода поврежденные листья быстро опали. У деревьев и кустарников восстановился хорошо выраженный зеленый аспект, но остались изреженные кроны. В таком состоянии деревья и кустарники сохранились до поздней осени. Необычно то, что многие деревья с зеленой листвой так и ушли под снег, выпавший в октябре.

Реакция на засуху трав и кустарничков в коренных сообществах еловых лесов обусловлена прежде всего тем, что основная масса корней растений здесь сконцентрирована в быстро пересыхающем верхнем слое почвы. В связи с этим даже небольшие различия в глубине и мощности развития корневых систем растений могут иметь для них важное значение. Этим во многом обусловлены и видовые особенности реакций трав и кустарничков на периоды недостаточного увлажнения в засуху.

ТАБЛИЦА 4

Максимальный водный дефицит у растений в засушливый (18—30 июня 1992 г.) и влагообеспеченный периоды

Тип сообщества	Виды	Максимальный водный дефицит, %	
		засушливый период	влагообеспеченный период
Piceetum tilioso-asperulosum	*Oxalis acetosella*	19.8	5.0
	Maianthemum bifolium	40.2	8.5
	Trientalis europaea	39.6	10.2
	Stellaria holostea	46.8	10.2
	Lamiastrum galeobdolon	47.5	9.4
	Vaccinium myrtillus	10.7	10.4
P. oxalidosum	*Oxalis acetosella*	18.7	4.8
	Maianthemum bifolium	37.6	9.3
	Trientalis europaea	42.3	9.8
	Lamiastrum galeobdolon	44.4	10.5
	Vaccinium myrtillus	9.5	12.3
P. myrtillosum	*Oxalis acetosella*	22.5	5.3
	Maianthemum bifolium	43.0	11.6
	Trientalis europaea	44.7	10.7
	Vaccinium myrtillus	12.6	14.1
	Vaccinium vitis-idaea	8.2	8.4

Проявление водного стресса отмечалось у трав уже в середине июня. Оно выражалось в устойчивом завядании и массовом усыхании трав и было зарегистрировано у растений, приуроченных к повышениям нанорельефа (табл. 4). В этих микростациях явно преобладали корнеподстилочные виды таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и др.) и в меньшей степени присутствовали *Stellaria holostea*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Gymnocarpium dryopteris* и др. У растений этих видов отмечались относительно высокие величины водного дефицита, находящиеся в диапазоне сублетальных значений (Arvidsson, 1951; Pisek, 1956; Смирнова, 1970; и др.). Следует, однако, отметить, что многие особи отмирали при более низком водном дефиците. Приведенные значения водного дефицита у изученных трав (табл. 4) оказались в 4—5 раз выше максимальных и в 7—11 раз выше средних величин, наблюдаемых у этих видов во влагообеспеченные периоды. У *Vaccinium myrtillus* нарушений водного баланса в июне не обнаружено. Растения этого кустарничка обладают более мощной и хорошо развитой корневой системой, как правило, выходящей за пределы иссушенного слоя повышений. Не отмечено нарушений водообмена и у ксероморфного вида *Vaccinium vitis-idaea.*

В отличие от трав, приуроченных к повышениям нанорельефа, устойчивого завядания и усыхания растений, произрастающих на выровненных местоположениях, в изученных сообществах в июне не наблюдалось. Водный стресс у растений в этих условиях начал прослеживаться лишь со второй половины июля и продолжался до второй половины августа, когда пошли дожди. В этот период нарушения водного баланса обнаружены фактически у всех видов трав и кустарничков (табл. 5). Максимальные величины водного дефицита наблюдались у завядших растений. Прежде всего повреждались те же бореальные корнеподстилочные виды (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*). Водный дефицит у них достигал сублетальных значений, что сопровождалось резким повышением сосущей силы их листьев. При этом *Oxalis acetosella* отличался наиболее низкими сублетальными характеристиками. Так, отмирание листьев у растений этого вида происходило уже при водном дефиците 15—20%.

ТАБЛИЦА 5

Показатели водного режима трав и кустарничков в засушливый период (июль—август 1992 г.)

Тип сообщества	Виды	Водный дефицит, %	Сосущая сила листьев, атм
Piceetum tilioso-asperulosum	*Asperula odorata*	35.3—44.1	18.7
	Pulmonaria obscura	41.0—56.5	23.9
	Lamiastrum galeobdolon	38.9—53.4	34.1
	Stellaria holostea	40.7—52.5	23.9
	Asarum europaeum	24.3—36.4	18.7
	Aegopodium podagraria	8.4—12.3	17.3
	Milium effusum	12.3—15.6	9.6
	Carex digitata	30.7—38.6	25.5
	Oxalis acetosella	10.7—23.2	11.3
	Maianthemum bifolium	26.5—40.4	23.2
	Dryopteris dilatata	35.8—53.2	43.0
P. oxalidosum	*Oxalis acetosella*	7.7—20.6	11.0
	Maianthemum bifolium	24.4—39.8	21.4
	Trientalis europaea	22.8—42.7	22.2
	Lamiastrum galeobdolon	36.3—50.5	32.0
	Dryopteris dilatata	30.7—49.8	38.6
	Vaccinium myrtillus	19.5—47.0	34.7
P. myrtillosum	*Oxalis acetosella*	9.4—23.7	10.8
	Maianthemum bifolium	27.3—49.5	25.5
	Vaccinium myrtillus	21.6—50.4	38.6
	V. vitis-idaea	14.4—52.3	47.8
P. sphagnoso-myrtillosum	*Vaccinium myrtillus*	16.1—48.8	36.3
	V. vitis-idaea	12.3—42.2	40.1

Виды неморального флористического комплекса характеризуются высокой степенью дифференциации по показателям водного режима и нормам адаптивных реакций на водный стресс. Это связано прежде всего с особенностями развития их корневых систем. В этой флористической группе имеются виды со слабой поверхностной корневой системой (*Lamiastrum galeobdolon*, *Stellaria holostea, S. nemorum, Asperula odorata, Pulmonaria obscura* и др.). Они, так же как и некоторые бореальные виды, не выдерживают сильного иссушения верхнего слоя почвы и острой корневой конкуренции за влагу. Водный дефицит у них достигал сублетальных значений (более 40—50%), а сосущая сила листьев находилась в диапазоне критических величин (18—34 атм), что сопровождалось массовым усыханием растений.

Относительно хорошо развитая корневая система позволила *Aegopodium podagraria* в отличие от указанных видов гораздо легче перенести засуху, хотя массовое завядание наблюдалось и у растений этого вида. Водный дефицит у них характеризовался наиболее низкими величинами (8.4—12.3%), которые оказались меньше сублетальных значений. Ниже были и величины сосущей силы листьев — 17.3 атм.

Повышенные величины сосущей силы и водного дефицита наблюдались у *Asarum europaeum*, хотя сублетальных значений (46—50%) не было зафиксировано. Однако величины водного дефицита в засуху у *A. europaeum* были, по-видимому, и выше, поскольку впоследствии обнаружилось, что листья у некоторых особей этого вида отмерли.

Характерно, что растения *Milium effusum* усыхали в полегшем состоянии при относительно низких водном дефиците и сосущей силе листьев.

В отличие от засушливого периода 1972 г. сильная продолжительная засуха в 1992 г. вызвала нарушение водоснабжения у *Dryopteris dilatata, D. filix-mas,*

Athyrium filix-femina и других крупных папоротников, несмотря на то что они характеризуются сравнительно хорошо развитыми корневыми системами. Однако эти виды обладают крупными вайями, способствующими повышенным транспирационным расходам при высокой напряженности факторов фитоклимата. Очевидно, что в условиях острого дефицита почвенной влаги и затруднения водоснабжения это также способствует нарушению их водного баланса. Как и у других папоротников, водный дефицит у *Dryopteris dilatata* достигал сублетальных значений, находящихся в интервале 42—57% (Смирнова, 1970). У завядших растений сильно повышалась и сосущая сила — до 38—43 атм, а иногда и выше. Массовое завядание и усыхание вай *Dryopteris dilatata* уже в середине августа превысило 40—50%, а местами и более. К концу августа во многих сообществах вайи усохли фактически полностью.

Более устойчивыми к засухе оказались кустарнички *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Водный дефицит у некоторых растений иногда превышал 50%, а в целом он был значительно ниже. Сублетальные величины водного дефицита для этих видов составляют около 71—72% (Lyr et al., 1967; Лархер, 1978). Однако, по данным И. А. Смирновой (1970), сублетальные значения водного дефицита для *Vaccinium myrtillus* несколько ниже (51—54%). Сосущая сила листьев кустарничков в засуху в целом была выше, чем у трав, и достигала 35—48 атм. Несколько выше оказались величины приведенных показателей у кустарничков в сообществе ельника черничного, что, по-видимому, было связано с более сильным иссушением корнеобитаемого слоя в этом сообществе.

Реакция черники в засуху была более выраженной, чем у брусники. Она проявлялась в постепенном побурении и преждевременном осыпании значительной части листьев. У вечнозеленой брусники отмирали целые побеги с листьями разного возраста, но в гораздо меньшей степени, чем у черники. Отмирание поврежденных побегов визуально наблюдалось и после прекращения засухи.

Как и в засушливый период 1972 г., в 1992 г. наблюдалась массовая элиминация всходов и ювенильных форм *Picea abies*, *Betula pendula, Oxalis acetosella, Milium effusum, Festuca altissima,* папоротников и других растений, характеризующихся очень слабо развитыми поверхностными корневыми системами, расположенными в самом верхнем горизонте корнеобитаемого слоя, где запасы доступной влаги зачастую полностью отсутствовали.

Интересно отметить, что водный дефицит у растений еловых лесов в засуху может достигать максимальных значений реального водного дефицита, наблюдаемых у многих растений сухих степей и пустынь, а иногда и превышать их (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Бобровская, 1991). Это еще раз свидетельствует о высокой чувствительности лесных мезофитов к дефициту почвенной влаги и их относительно низкой способности по сравнению с ксерофитами регулировать свой водный баланс при водном стрессе в засуху.

Выясняется, что для коренных сообществ еловых лесов характерны два типа реакций растений на засуху. Первый из них заключается в том, что растение избегает водного стресса за счет сбрасывания листьев, таким образом предотвращается гибель растений от высыхания. Он характерен для многих листопадных деревьев и кустарников, летнезеленых трав и кустарничков. Наиболее ярко черты «эфемероидности» проявляются у корнеподстилочных видов таежного мелкотравья. Второй тип реакций на засуху характерен в основном для феноритмотипов вечнозеленых и летне-зимнезеленых видов (*Picea abies, Vaccinium vitis-idaea, Huperzia selago, Asarum europaeum, Goodyera repens, Lycopodium annotinum* и др.). Сохраняя зелеными листья в течение всей жизни, эти растения вынуждены активно сопротивляться водному стрессу, приспосабливаться к нему и выдерживать критические условия за счет внутренних физиологических механизмов регуляции водного баланса. Усыхание листьев в засуху у растений этих групп грозит полным отмиранием растений, что часто и происходит.

Выводы

Положительный баланс влаги в экотопах восточноевропейской тайги является одним из основных условий формирования коренных еловых лесов. Однако диапазон изменчивости параметров увлажнения включает в себя и периодически повторяющиеся засухи. Запасы почвенной влаги в такие периоды сильно истощаются. Особенно сильно иссушается верхний горизонт корнеобитаемого слоя, где доступная влага часто может отсутствовать, давление почвенной влаги опускается ниже −15 атм. Растения коренных еловых лесов, представленные в основном мезофитами и гигромезофитами, характеризуются повышенной чувствительностью к засухе. В критические периоды засух наблюдаются нарушения водного баланса фактически у всех видов. Показатели водного режима достигают у многих растений сублетальных и летальных значений, что сопровождается их массовым усыханием. По нормам реакций и устойчивости к водному стрессу виды еловых лесов хорошо дифференцированы. Максимальные величины их реального водного дефицита находились в широком диапазоне (10—57%), у многих растений они достигали сублетальных значений и превышали их. Сосущая сила возрастала до 34—48 атм, а у деревьев ели она была значительно выше. Интересно, что в отмирающих и опадающих листьях многих видов растений, особенно у деревьев и кустарников, величина реального водного дефицита часто была значительно меньше сублетальных величин. Важно, что, несмотря на повреждение и отмирание в засуху надземных частей, подземные органы у трав сохраняются в жизнеспособном состоянии и обеспечивают успешное выживание и вегетацию растений в следующем сезоне. Виды, имеющие слабые поверхностные корневые системы (*Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Stellaria holostea, Asperula odorata, Lamiastrum galeobdolon* и др.), больше страдают от засухи и быстрее усыхают. Растения с более глубокой и хорошо развитой корневой системой (*Aegopodium podagraria, Vaccinium myrtillus, Polygonatum multiflorum* и др.) меньше страдают от засухи.

Многие древесные и кустарничковые породы, как и растения нижних ярусов, лучше приспособлены к засухе и легче ее переносят, чем главный эдификатор — *Picea abies*. Устойчивость субклимаксовых сообществ к засухам во многом ограничена пределами толерантности ели, ее повышенной чувствительностью к дефициту почвенной влаги и напряженности факторов фитоклимата. Усыхание древостоев и нарушение гомеостатических механизмов в биогеоценозе приводят к экзоэкодинамическим сменам субклимаксовых сообществ. С усилением эдификаторной роли ели в ряду сообществ от заболоченных к высокопродуктивным ельникам изменения в составе и структуре сообществ, а также скорость перестройки нарушенных сообществ существенно возрастают.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко В. И. Методика определения сосущей силы корней деревьев в полевых условиях // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 529—534. — *Абражко В. И.* Водный стресс в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 563—573. — *Абражко В. И., Карпов В. Г.* Эффективность работы листьев и всасывающих корней // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 133—135. — *Бобровская Н. И.* Водный режим растений степей и пустынь Монголии // Тр. БИН АН СССР. 1991. Вып. 3. 155 с. — *Васильев И. С.* Водный режим подзолистых почв // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. 1950. Т. 32. С. 74—296. — *Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с. — *Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с. — *Максимов Н. А., Петинов Н. С.* Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра // ДАН СССР. 1948. Т. 62. № 4. С. 537—540. — *Маслов А. Д.* Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории

СССР // Лесоведение. 1972. № 6. С. 77—87. — *Невский Л. М.* Сублетальный водный дефицит у некоторых древесных и кустарниковых растений // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин: Изд-во КГУ, 1985. С. 83—86. — *Роде А. А.* Режим почвенно-грунтовых вод подзолистых и болотных почв // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. 1950. Т. 32. С. 5—73. — *Смирнова И. А.* О реальном и сублетальном водном дефиците некоторых растений нижних ярусов сообществ южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970. С. 83—92. — *Структура* и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1973. 311 с. — *Трофимов Т. Т.* Влияние засушливого лета 1938 и 1939 гг. и суровой зимы 1939/40 г. на некоторые виды растений // Научно-методические записки. М., 1949. Вып. 12. С. 223—247. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с. — *Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.* Экология водного режима степных растений Монголии. Л.: БИН АН СССР, 1990. 111 с. — *Arvidsson I.* Austrocknungs- und Dürreresistenzverhältnisse einiger Repräsentanten öländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe // Oikos. Acta Oecol. Scand. 1951. Suppl. 1. S. 1—181. — *Catsky I.* Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. Plant. 1962. N 4. P. 306—314. — *Chien-Ren Chu.* Der Einfluss des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugräfte und ihren Turgor // Flora. 1935—1936. Bd 30(130). S. 384—437. — *Ellenberg H.* Zeigewerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica. 1979. Bd 9, 2. Aufl. 122 S. — *Lyr H., Polster H., Fiedler H.-J.* Gehölzphysiologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1967. 444 S. — *Pisek A.* Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd 111. Pflanze und Wasser. Berlin; Göttingen; Heidelberg, 1956. S. 825—853. — *Pisek A., Berger E.* Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierten Blätter und Sprosse // Planta. 1938. Bd 28. H. 1. S. 124—155. — *Pisek A., Tranquillini W.* Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa*) bei Zunehmender Luft- und Bodentrockenheit // Physiol. Plant. 1951. Vol. 4. Fasc. 1. P. 1—27. — *Pisek A., Winkler E.* Die Schliessbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit von Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht // Planta. 1953. Bd 42. H. 3. S. 253—278. — *Rouschal E.* Zur Ökologie der Macchien. 1. Der sommerrliche Wasserhaushalt der Macchienpflanzen // Jahr. Wiss. Bot. 1938. Bd 87. S. 436—523. — *Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Bd II/2. Hamburg; Berlin: Verlag Paul Parey, 1989. 607 S. — *Stocker O.* Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen // Planta. 1929. Bd 7. S. 382—387.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IV 1993

SUMMARY

The water relations of the main dominants and edificators of primary spruce forests were studied under drought conditions when reserve and availability of soil water were greatly reduced. Different disturbances of water relations were observed for all species. These species have various indices of water relations and mechanisms of regulation of water exchange. The species with shallow undeveloped root systems are the most sensible to drought as well as spruce, the main edificator.

УДК 581.132 : 581.8:581.45 : 576.3(23.0): 526.53 : 581.522.444

В. И. Пьянков, Е. В. Вознесенская, А. В. Кондрачук,
А. Н. Кузьмин, Э. Д. Демидов, О. А. Дзюбенко

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ГОРНЫХ И ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* С C_4-ТИПОМ ФИКСАЦИИ CO_2

V. I. P'YANKOV, E. V. VOZNESENSKAYA, A. V. KONDRATCHUK, A. N. KUZ'MIN, E. D. OEMIDOV, O. A. DZUBENKO. COMPARATIVE CHARACTERIZATION OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN MOUNTAIN AND DESERT *CHENOPODIACEAE* PLANTS WITH THE C_4-TYPE OF CO_2 FIXATION

Изучены количественные показатели хлоренхимы листа, ультраструктура пластид и активность фотосинтеза у C_4-видов маревых разных структурно-биохимических групп, обитающих в высокогорьях (Восточный Памир, 3860 м над ур. м.), среднегорьях (Западный Памир, 1800—2300 м над ур. м.) и на равнинах аридной зоны (пустыни Средней Азии, 200—500 м над ур. м.). У всех видов при высотной адаптации обнаружено увеличение толщины листа, объема клеток и межклетников. Однако у растений атриплекоидного типа отмечено увеличение удельного веса листа и количества клеток и хлоропластов в единице площади листовой поверхности, тогда как у видов с сальзолоидным типом кранц-анатомии — снижение этих показателей в условиях высокогорий. Не выявлено существенных различий в строении пластид обоих типов клеток хлоренхимы у горных и пустынных видов. Биохимическая адаптация C_4-видов к высоте выражается в подавлении активности ферментов цикла дикарбоновых кислот (ФЕПК, НАДФ-МЭ), увеличении активности и содержания РБФК, особенно у растений рода *Atriplex*. Отмеченные изменения структуры и активности ферментов связаны с низкими температурами в период вегетации на больших высотах. Обнаруженные особенности в реакции C_4-видов разных структурно-биохимических типов при высотной адаптации отражают различия их экологических возможностей.

Сем. *Chenopodiaceae* по обилию C_4-видов занимает второе место в мировой и первое — в азиатской флоре (Downton, 1975; Raghavendra, Das, 1978; Winter, 1981). До настоящего времени основное внимание уделялось изучению C_4-синдрома маревых, обитающих в условиях пустынь, где они зачастую играют доминирующую роль в составе растительного покрова. В то же время представители этого семейства с кооперативным фотосинтезом встречаются в широком экологическом диапазоне и обитают также в горных экосистемах на высотах до 4000 м над ур. м. (P'yankov, 1990). В настоящее время отсутствуют какие-либо сведения об особенностях кранц-анатомии и функционировании C_4-фотосинтеза у растений, обитающих на больших высотах в условиях пониженных температур и низкого парциального давления углекислоты. Черты адаптации более отчетливо могут быть выявлены при сравнении высокогорных растений с родственными или одноименными видами, произрастающими на низкогорьях или в равнинных пустынных местообитаниях. Проведенные параллельно сравнительные исследования растений, обитающих на разных высотных уровнях, позволили также выявить основные особенности строения ассимилирующего аппарата высокогорных C_3-видов, которые отличаются толстой листовой пластинкой, крупными клетками, сильно развитыми межклетниками и повышенным количеством устьиц в единице площади (Körner et al., 1986, 1989; Мирославов, Кравкина, 1990). Наблюдаемые структурные изменения связывают с адаптацией растений к основным

лимитирующим факторам — низким температурам и пониженной концентрации CO_2 в воздухе. В связи с этим представляет большой интерес изучение структурных особенностей обитающих в условиях высокогорий C_4-растений, так как они обладают CO_2-концентрирующим механизмом и являются более термофильными по сравнению с C_3-видами.

Задача данной работы — проведение сравнительного изучения структуры ассимиляционного аппарата и активности ферментов фотосинтеза у C_4-растений семейства маревых разных структурно-биохимических групп, обитающих в пустынных районах и в горах на разных высотных уровнях.

Материал и методика

Исследования проводились в конце июня—июле 1986—1990 гг. в следующих районах.

На равнинах (пустыни Средней Азии):

1) Заповедник «Тигровая балка», низовья р. Вахш, Южный Таджикистан, высота 500 м над ур. м.;

2) Репетекский песчано-пустынный заповедник, Туркменистан, высота 200 м над ур. м.;

3) Кызыл-Кумский стационар Института ботаники АН Узбекистана, высота 300 м над ур. м.;

4) Карнабчульская степь, Карнабский опорный пункт Института каракулеводства, 150 км к северо-западу от Самарканда, Узбекистан, высота 300 м над ур. м.

В среднегорьях:

5) Западный Памир, долина р. Ванч, высота 1800 м над ур. м.;

6) Западный Памир, Памирский ботанический сад АН Таджикистана (г. Хорог), высота 2300 м над ур. м.

В высокогорьях:

7) Восточный Памир, долина р. Чечекты, 25 км от г. Мургаб, высота 3860 м над ур. м.

Изученные виды приведены в табл. 1.

Для электронной микроскопии проводилась фиксация высечек из средней части листа в 3%-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере с постфиксацией в 2%-м растворе OsO_4. После обычной процедуры обезвоживания

ТАБЛИЦА 1

Исследованный материал

Виды	Происхождение образца	Виды	Происхождение образца
Atriplex centralasiatica Iljin	7	*Hammada leptoclada* (M. Pop. ex. Iljin) Iljin	1, 5
A. dimorphostegia Kar. et Kir.	1, 2	*Kochia prostrata* (L.) Schrad. *var. canescens* Moq.	3, 4, 6
A. flabellum Bunge	1	*Salsola australis* R. Br.	5, 7
A. tatarica L.	1	*S. collina* Pall.	6
A. thunbergiifolia (Boiss. et Noë) Boiss.	1	*S. dendroides* Pall.	1
A. pamirica Iljin	7	*S. rigida* Pall.	1
Climacoptera transoxana (Iljin) Botsch.	1	*S. sclerantha* C. A. Mey.	1
Halogeton glomeratus (Bieb.) C. A. Mey.	7		

Примечание. Цифры соответствуют нумерации районов исследования.

в серии спиртов и ацетонов материал заливали в смесь эпона и аралдита. Срезы получены на ультратоме Ultracut-E (Reichert, Австрия), окраска — цитратом свинца. Микрофотографии сделаны на электронном микроскопе Hitachi H-600 (Япония). На полученных микрофотографиях продольных срезов клеток хлоренхимы измеряли длину продольной и поперечной осей органелл — хлоропластов и митохондрий.

Определение количественных показателей структурных элементов фотосинтетического аппарата и расчет производных характеристик производили по методике А. Т. Мокроносова (1978). Толщину листа и размеры клеток определяли в полевых условиях при помощи светового микроскопа и окуляр-микрометра на срезах в трис-HCl-сорбитовом буфере (pH = 7.4). Для определения размеров хлоропластов с этих же срезов делали фотоснимки с помощью фотонасадки на пленку «Микрат-300» с последующей проекцией их на экран и определением размеров пластид. Количество хлоропластов в клетке и число клеток в единице площади листа изучали на материале, фиксированном в 3.5%-м растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH = 7.0) с последующей мацерацией тканей в 20%-м растворе KOH при нагревании (для подсчета клеток) или в 5%-м растворе CrO_3 в 1 *N* HCl (для подсчета числа хлоропластов в клетке). Активность ферментов — рибулозо-1.5-бифосфаткарбоксилазы (РБФК), фосфоенолпируваткарбоксилазы (ФЕПК), НАДФ-малик-энзима (НАДФ-МЭ) и аспартатаминотрансферазы (ААТ) — определяли в грубом экстракте, методика определения описана ранее (Пьянков и др., 1991). Количество белка Фракции 1 определяли после разделения растворимых белков с помощью диск-электрофореза в 7.5%-м ПААГ (полиакриламидгидразид) с последующей окраской гелей в 0.04%-м растворе кумасси П-250 в 3.5%-м $HClO_4$, повторность определения 5-кратная. Общее содержание растворимого белка измеряли по Lowry с соавт. (1951) в 3-кратной повторности. Содержание хлорофилла измеряли спектрофотометрически (Spekol-221, Германия) в полевых условиях в 80%-м ацетоновом экстракте свежего материала, повторность определения 3-кратная.

Заметные различия в размерах хлоропластов, полученных по данным электронной и световой микроскопии, объясняются различиями в методиках их измерения. С использованием метода световой микроскопии большей частью измерялись хлоропласты, плоско лежащие в поле зрения, и их объем считали по формуле эллипсоида вращения, а измерения с использованием метода электронной микроскопии проводились на микрофотографиях срединных продольных срезов пластид, и в этом случае за ширину принималась фактическая толщина пластиды, имеющей линзовидную форму, в средней ее части. Для решения вопроса о том, насколько сопоставимы эти данные, требуются дополнительные методические исследования.

Результаты исследования

У C_4-видов с плоскими листьями (роды *Atriplex* и *Kochia*), обитающих в горных и жарких аридных условиях, обнаружены некоторые количественные различия в структуре листа (табл. 2) при сохранении общего плана строения, характерного для этих видов, — атриплексоидного и кохиоидного соответственно (табл. I, *а*, *б*; II, *а*, *б*). У высокогорных видов *Atriplex pamirica* и *A. centralasiatica* (атриплексоидный тип анатомии листа) обнаружены более толстая листовая пластинка и повышенная удельная плотность листа; больше размер клеток, особенно обкладочных, и они содержат большее количество хлоропластов; выше абсолютное число пластид в единице площади листовой поверхности. Однако соотношение количества клеток и хлоропластов двух типов тканей у видов *Atriplex* разных экологических групп практически не различалось. Все исследо-

ТАБЛИЦА 2

Анатомические показатели листа растений рода *Atriplex* и *Kochia prostrata*, обитающих в разных экологических условиях

Показатели		Виды рода *Atriplex*					*Kochia prostrata* var. *canescens*	
		Восточный Памир (3860 м)		Южный Таджикистан (500 м)			Западный Памир (2300 м)	Южный Узбекистан (300 м)
		A. centralasiatica	*A. pamirica*	*A. dimorphostegia*	*A. thunbergiaefolia*	*A. tatarica*		
Площадь листа, $см^2$		11.8	1.8	5.5	42.4	7.0	0.2	0.3
Толщина листа, мкм		340	499	259	174	139	399	308
Масса единицы площади листа (УППЛ)*, мг		651	616	395	503	411	791	483
Объем 1 клетки, тыс. $мкм^3$	*м*	11.9	11.9	12.3	4.7	1.8	1.8	1.6
	о	16.9	22.1	16.4	8.7	5.5	11.8	8.0
Число хлоропластов в клетке	*м*	31	27	19	21	10	25	12
	о	65	47	36	21	16	40	23
Число клеток в единице площади, тыс/$см^2$	*м*	412	424	356	193	430	806	506
	о	102	148	63	78	126	226	179
Объем 1 хлоропласта, $мкм^3$	*м*	28.0	56.2	41.8	27.8	38.3	39.1	39.9
	о	74.8	93.3	54.4	34.6	47.4	57.5	49.8
Число хлоропластов в единице площади, млн/$см^2$	*м*	12.9	11.6	6.9	4.1	4.5	20.3	6.2
	о	6.5	6.9	2.3	1.7	2.0	8.9	4.1
Объем 1 клетки, соответствующий 1 хлоропласту (КОХ), $мкм^3$	*м*	382	437	634	219	170	74	131
	о	263	473	449	420	308	297	346
Относительный объем хлоропластов к объему клетки, %	*м*	7	13	7	13	22	54	30
	о	29	20	12	8	14	19	14
Индекс мембран клеток (ИМК)	*м*	11.5	17.1	14.7	4.2	4.9	9.8	5.1
	о	3.5	5.7	2.0	1.6	1.9	5.8	3.5
Индекс мембран хлоропластов (ИМХ)	*м*	5.9	8.5	0.4	0.2	0.3	11.5	3.6
	о	5.7	7.1	4.1	1.7	2.5	6.5	2.6

Примечание. В табл. 2 и 4: *м* и *о* — показатели относятся к клеткам мезофилла и обкладки соответственно; * УППЛ — удельная поверхностная плотность листа, соответствующая массе единицы площади листа; в скобках головки табл. 2 и 4 приведена высота над уровнем моря.

ванные виды этого рода имеют сходную ультраструктуру органелл в клетках хлоренхимы: клетки обкладки содержат хлоропласты с интенсивно развитой системой гран и крупные специфические митохондрии с трубчатыми и ламеллярными кристами, хлоропласты же мезофилла имеют ту или иную степень редукции гран (табл. I, *в—е*), а митохондрии мелкие и немногочисленные. Независимо от места произрастания такое соотношение степени гранальности хлоропластов сохраняется (табл. 3) и указывает на принадлежность C_4-видов рода *Atriplex* к НАД-МЭ типу фотосинтеза. Не найдено существенных различий между исследованными видами по размерам хлоропластов или митохондрий,

ТАБЛИЦА 3

Количественные характеристики хлоропластов и митохондрий в клетках хлоренхимы (по данным электронной микроскопии)

Виды	Длина осей органелл: короткая, длинная, мкм				ПГХ $\frac{м}{о}$	Структурный тип
	мезофилл		обкладка			
	хлоропласты	митохондрии	хлоропласты	митохондрии		
Восточный Памир (3860 м над ур. м.)						
Atriplex centralasiatica	10.6±0.4 / 1.5±0.1	0.61±0.04 / 0.35±0.02	12.9±0.4 / 2.0±0.1	1.12±0.06 / 0.66±0.02	0.4 / 1.2	II
Salsola australis	12.8±0.5 / 2.0±0.1		10.0±0.7 / 4.0±0.2	1.60±0.12 / 0.72±0.18	1.0 / 0.5	I
Halogeton glomeratus	9.1±0.3 / 1.4±0.1	0.70±0.05 / 0.52±0.04	6.6±0.2 / 2.5±0.1	1.17±0.06 / 0.66±0.03	1.4 / 0.4	I
Западный Памир (1800—2300 м над ур. м.)						
Kochia prostrata	6.1±0.2 / 1.0±0.1	0.55±0.02 / 0.33±0.02	4.7±0.1 / 2.3±0.1	0.66±0.03 / 0.33±0.02	1.2 / 0.7	I
Salsola australis	8.6±0.4 / 1.1±0.1	0.71±0.05 / 0.35±0.03	6.1±0.1 / 3.2±0.1	0.82±0.04 / 0.53±0.02	1.4 / 0.5	I
S. collina	5.9±0.2 / 1.0±0.1	0.55±0.04 / 0.27±0.02	5.9±0.2 / 2.6±0.1	0.65±0.04 / 0.52±0.06	1.8 / 0.5	I
Hammada leptoclada	5.6±0.5 / 1.7±0.1	0.74±0.11 / 0.31±0.02	6.9±0.5 / 2.6±0.2	0.66±0.08 / 0.32±0.02	1.4 / 0.6	I
Пустыни Узбекистана и Таджикистана (200—500 м над ур. м.)						
Atriplex dimorphostegia	7.5±0.6 / 1.4±0.1	0.71±0.07 / 0.48±0.05	13.0±0.7 / 2.5±0.2	1.05±0.07 / 0.55±0.04	0.4 / 1.9	II
A. flabellum	11.3±0.5 / 1.0±0.1	0.61±0.05 / 0.33±0.01	12.9±0.3 / 2.3±0.1	1.52±0.05 / 0.81±0.02	0.5 / 1.4	II
A. tatarica	10.8±0.6 / 1.2±0.1	0.92±0.10 / 0.53±0.04	14.2±1.2 / 1.9±0.1	1.29±0.06 / 0.78±0.06		II
Climacoptera transoxana	5.3±0.2 / 1.0±0.1	0.70±0.07 / 0.42±0.01	9.0±0.3 / 2.4±0.1	1.08±0.05 / 0.69±0.04	0.2 / 1.7	II
Salsola rigida	5.5±0.2 / 1.2±0.1	0.63±0.05 / 0.43±0.02	6.4±0.2 / 3.5±0.2	1.32±0.05 / 0.72±0.05	0.2 / 1.5	II
Kochia prostrata	7.4±0.4 / 1.7±0.1	1.27±0.18 / 0.56±0.02	9.2±0.1 / 1.4±0.1	0.91±0.03 / 0.65±0.05	1.2 / 0.4	I

Примечание. ПГХ — показатель гранальности хлоропластов, отношение длины контактирующих мембран в гранах к длине мембран межгранных тилакоидов; *м* и *о* — данные относятся к клеткам мезофилла и обкладки. Структурные типы: I — редуцированные граны в хлоропластах обкладки и интенсивно развитые граны (либо крупные немногочисленные, либо многочисленные, но не очень крупные) в хлоропластах мезофилла; II — редуцированные граны в хлоропластах мезофилла и интенсивно развитые — в хлоропластах обкладки, наличие крупных специфических митохондрий в обкладке.

установленным по данным электронной микроскопии: только у *A. dimorphostegia* хлоропласты мезофилла мельче, чем у других видов, при примерно одинаковом размере хлоропластов обкладки (табл. 3).

ТАБЛИЦА 4

Анатомические показатели листа суккулентных видов семейства маревых, обитающих в разных экологических условиях

Показатели		Восточный Памир (3860 м)		Западный Памир (1800—2300 м)			Южный Таджикистан (500 м)			
		Haloge-ton glome-ratus	*Salsola australis*	*Salsola australis*	*Salsola collina*	*Hammada leptoclada*	*Hammada leptoclada*	*Salsola dendroides*	*Salsola scle-rantha*	*Climacop-tera trans-oxana*
Диаметр листа, мкм		900	1142	1316	1204	1140	868	1015	742	924
Масса единицы площади листа (УППЛ), мг/дм^2		505	347	1276	1048	2167	1004	719	614	731
Объем 1 клетки, тыс. мкм^3	*м*	7.1	26.4	3.6	7.8	2.7	3.5	9.4	2.8	2.3
	о	13.9	58.0	26.7	19.6	9.5	8.6	14.7	3.3	6.6
Число хлоропластов в клетке	*м*	25	32	29	29	25	20	11	12	23
	о	56	47	45	54	39	22	14	11	39
Число клеток в единице площади, тыс./см^2	*м*	76	79	609	684	345	940	117	367	144
	о	22	15	129	156	129	156	79	194	68
Объем хлоропласта, мкм^3	*м*	46.5	52.2	25.0	81.2	38.8	33.2	43.3	35.7	28.9
	о	81.4	110.8	146.0	116.8	74.8	41.3	123.0	48.9	32.9
Число хлоропластов в единице площади, млн/см^2	*м*	1.9	2.5	17.0	19.5	8.7	18.4	1.3	4.2	3.3
	о	1.2	0.7	6.0	8.9	5.0	3.5	1.2	2.2	2.7
Объем 1 клетки, соответствующий 1 хлоропласту (КОХ), мкм^3	*м*	285	832	126	274	108	179	832	242	101
	о	246	1234	591	366	243	386	995	1026	166
Относительный объем хлоропластов к объему клетки, %	*м*	16	6	57	30	27	19	5	15	28
	о	33	9	25	32	31	11	12	36	20
Индекс мембран клеток (ИМК)	*м*	2.1	4.9	5.9	19.8	5.0	11.1	2.9	5.3	1.8
	о	0.6	1.1	5.4	5.5	2.9	2.8	2.3	4.8	1.1
Индекс мембран хлоропластов (ИМХ)	*м*	1.3	1.8	15.3	17.7	3.8	9.2	0.8	2.3	1.6
	о	1.2	0.6	7.9	9.8	4.4	2.0	1.4	1.4	1.3

Те же основные различия обнаружены и при сравнении экотипов *Kochia prostrata* из полупустынной зоны Узбекистана и с Западного Памира на высоте 2300 м над ур. м. (табл. II, *а*, *б*). Высотная форма отличалась большей толщиной листа и повышенной удельной поверхностной плотностью листа (УППЛ), бóльшими размерами клеток и числом хлоропластов в них. В отличие от растений рода *Atriplex* у экотипов *Kochia prostrata* независимо от происхождения парциальный объем пластидома был больше в клетках мезофилла, чем в клетках обкладки. Этот показатель был также выше у растений из среднегорий (табл. 2). У обеих исследованных групп C_4-видов с плоскими листьями — с атриплекоидным и кохиоидным типами анатомии — интегральные показатели, такие как индексы мембран клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ), которыми характеризуется суммарная поверхность мембран клеток и хлоропластов, приходящаяся на единицу листовой поверхности, значительно превосходили эти показатели у пустынных видов. Что касается ультраструктуры органелл, то кохия как на Западном Памире, так и в пустыне имеет редуцированные граны хлоропластов в обкладке и хорошо развитые граны хлоропластов мезофилла (табл. II, *в*—*е*). На микрофотографиях (табл. II, *в*, *г*) видно различие хлоропластов мезофилла у этих двух экотипов: у горного экотипа наблюдаются крупные граны, а у пустынного — многочисленные мелкие, но при этом у первого имеется большое число межгранных тилакоидов, а у второго их мало. В результате по показателю гранальности хлоропластов (ПГХ) заметных различий в структуре хлоропластов разных экотипов не обнаружено, за исключением несколько более выраженной гранальности хлоропластов обкладки у памирского вида (ПГХ 0.7 и 0.4, табл. 3). По данным электронной микроскопии, у обоих экотипов кохии нет различий по размеру хлоропластов, но митохондрии несколько крупнее у пустынных растений (табл. 3).

Изученные растения с сальзолоидным типом строения листа по количественным показателям мезофилла можно разделить на три группы (табл. 1) — высокогорную (3860 м над ур. м.), среднегорную (1800—2300 м над ур. м.) и пустынную (заповедник «Тигровая балка», 500 м над ур. м.). Растения Восточного Памира *Halogeton glomeratus* и *Salsola australis* (высокогорная группа) имели толстые листья, но при этом УППЛ у них была значительно меньше, чем у видов других групп (табл. 4). Это особенно хорошо видно при сравнении экотипов *Salsola australis*, обитающих на высотах 3860 и 1800 м: при практически равном диаметре листа у высокогорного образца УППЛ в 3 раза ниже, чем у среднегорных растений. У пустынных солянок диаметр листа варьировал в пределах от 0.6 до 1 мкм, но по УППЛ они были, скорее, ближе к видам высокогорной группы. При сравнении горных и пустынных образцов *Hammada leptoclada* оказалось, что УППЛ в пустынных условиях была в 2 раза ниже при несколько меньшем диаметре, чем подтверждалась общая закономерность. Размеры клеток хлоренхимы у растений сальзолоидной группы оказались достаточно вариабельными, особенно у солянок, обитающих в условиях пустынь. Сравнивая экотипы *Salsola australis* по этому показателю, можно отметить, что объем клеток был значительно больше у видов, обитающих на больших высотах, при этом наблюдалась тенденция к выравниванию размеров клеток двух типов тканей и количества хлоропластов в них. У экотипов *Hammada leptoclada* не обнаружено заметных различий в величине клеток, но количество пластид в обкладке было выше у растений среднегорий.

Наиболее значительно различаются солянки из разных местообитаний по количеству клеток и хлоропластов, содержащихся в единице площади листовой поверхности. У растений высокогорий (3860 м) этот показатель был ниже в несколько раз (у *Salsola australis* практически на порядок) по сравнению с видами среднегорья, но отношение размеров клеток мезофилла и обкладки при этом сохранялось и было равно 3.5—5.3 в высокогорной группе и 2.7—4.7 у растений из среднегорий (1800 м). У пустынных видов сальзолоидной группы число клеток и хлоропластов в единице площади было значительно выше по

сравнению с таковым у высокогорных видов, но все же ниже, чем у растений среднегорий. Интегральные показатели структуры листа были ниже у высокогорной группы по сравнению с этими показателями у видов среднегорья: так, например, у экотипов *S. australis* с увеличением высоты происходило особенно резкое снижение ИМК и ИМХ клеток обкладки; максимальное соотношение этих показателей мезофилл/обкладка наблюдалось у высокогорного *S. australis*.

Исследования ультраструктуры клеток хлоренхимы у видов этой группы показали, что все изученные нами среднегорные и высокогорные солянки принадлежат к I подтипу сальзолоидного структурного типа — с редуцированной системой гран хлоропластов обкладки и хорошо развитой системой гран хлоропластов мезофилла (табл. III, *в—е*), т. е. это виды НАДФ-МЭ биохимического типа. Размеры хлоропластов мезофилла довольно сильно варьируют (табл. 3): длина пластид на поперечном срезе изменяется от 5.6±0.5 мкм у среднегорного *Hammada leptoclada* до 12.8±0.5 мкм у высокогорного экотипа *Salsola australis*, а ширина — от 1.0±0.1 мкм у среднегорного *Salsola collina* до 2.0±0.1 мкм у высокогорного *S. australis*. Таким образом, согласно данным электронной микроскопии, самые крупные хлоропласты мезофилла наблюдаются у *S. australis* из высокогорий. Хлоропласты обкладки самые мелкие наблюдаются у среднегорного *S. collina*, самые крупные — у *S. australis* из высокогорий, самые крупные митохондрии в обкладке — тоже у этого же высокогорного вида. У пустынных солянок размеры органелл в обоих типах клеток хлоренхимы варьируют примерно в тех же пределах, и особых различий между экотипами по этим показателям не выявлено. По показателю гранальности также выявляется довольно сильная вариабельность: так, ПГХ мезофилла у горных солянок НАДФ-МЭ типа может быть от 1.0 до 1.8, обкладки — от 0.4 до 0.7, причем ПГХ мезофилла у высокогорного *S. australis* меньше, чем у той же солянки с меньшей высоты, при равных показателях в обкладке. На микрофотографиях (табл. III, *в*, *г*) четко видно наличие довольно крупных гран (по 6—12 тилакоидов) в хлоропластах мезофилла среднегорного вида при большом числе межгранных тилакоидов, тогда как у высокогорного вида хлоропласты имеют большое количество мелких гран (по 2—5 тилакоидов) при очень небольшой протяженности межгранных тилакоидов.

В пустынной зоне Южного Таджикистана встречаются и некоторые виды солянок II подтипа сальзолоидного структурного типа с интенсивно развитыми гранами в хлоропластах обкладки и редуцированными гранами в хлоропластах мезофилла, т. е. виды НАД-МЭ биохимического типа. Надо отметить, что, несмотря на различия в метаболизме, размеры хлоропластов и митохондрий в клетках хлоренхимы видов обеих групп практически не различаются. Проведенный анализ активности ферментов (табл. 5) позволил определить основные черты адаптации C_4-видов к условиям высокогорий на уровне углеродного метаболизма. Отличительной особенностью всех кранц-видов, обитающих на больших высотах, является заметное увеличение активности и содержания РБФК, а также снижение уровня ФЕПК. Это хорошо видно при сравнении как высотных групп, так и отдельных видов растений из разных местообитаний. Общее содержание растворимого белка и белков Фракции 1 было выше у растений Восточного Памира, а среднегорные растения по этому показателю практически не отличались от пустынных видов. Также можно отметить повышенную активность ААТ у аспартатных видов рода *Atriplex* и более высокий уровень НАДФ-МЭ у малатного растения *Kochia prostrata*, обитающих в условиях пустынь.

Обсуждение результатов

Анализ структурных показателей хлоренхимы листа и активности ферментов фотосинтеза у растений с разными типами кранц-анатомии показал различие их реакции на высотную адаптацию. Более успешно, на наш взгляд, к условиям

ТАБЛИЦА 5

Активность ферментов фотосинтеза, содержание растворимого белка и белков Фракции 1 у C_4-видов сем. *Chenopodiaceae*, произрастающих в горных и пустынных условиях

Вид	Содержание хлорофилла, мг/дм^2	Содержание растворимого белка, мг/г сыр. массы	Содержание белка Фракции 1, %	Активность ферментов фотосинтеза, мкмоль/мин · мг хлорофилла			
				РБФК	ФЕПК	НАДФ-МЭ	ААТ
Восточный Памир (3860 м над ур. м.)							
Atriplex centralasiatica	2.12±0.31	34.1±1.2	23.7±3.1	7.74	1.36	0.07	33.5
A. pamirica	1.73±0.24	32.7±0.9	24.3±2.8	5.17	1.53	0.10	27.8
Halogeton glomeratus	0.69±0.17	17.2±0.8	37.3±4.0	4.02	1.60	1.97	5.7
Salsola australis	1.29±0.17	26.4±2.0	19.0±3.2	3.61	1.09	2.83	18.4
Западный Памир (1800—2300 м над ур. м.)							
Hammada leptoclada	1.12±0.28	22.0±1.4	7.5±1.9	1.12	2.81	1.23	21.2
Salsola collina	1.33±0.41	19.0±1.2	6.2±1.8	2.42	2.81	1.20	12.3
S. australis	1.58±0.20	18.0±1.9	8.7±1.4	2.00	1.60	1.20	Нет данных
Kochia prostrata	2.08±0.36	23.1±1.1	5.5±1.2	1.16	3.45	2.27	12.8
Пустыни Узбекистана и Таджикистана (200—500 м над ур. м.)							
Atriplex tatarica	4.26±0.31	13.7±1.8	10.8±1.7	2.40	18.4	0.09	54.9
A. thunbergiaefolia	8.90±0.27	17.1±1.4	7.0±1.1	1.70	7.4	0.06	45.1
Kochia prostrata	3.30±0.19	21.3±2.0	12.8±1.6	0.50	24.1	7.28	34.1
Salsola dendroides	1.90±0.11	11.3±0.9	8.2±0.5	0.70	16.4	0.16	72.5
S. sclerantha	0.72±0.09	13.7±1.0	Нет данных	2.9	16.6	0.55	93.0
Climacoptera transoxana	2.21±0.37	11.9±1.1	9.7±0.8	1.6	48.5	0.50	78.0

высокогорий приспособлены виды с плоскими листьями, имеющими атриплекоидный и кохиоидный типы строения. При сравнении видов рода *Atriplex* из заповедника «Тигровая балка» и с Восточного Памира (3860 м) оказалось, что все структурные изменения высокогорных видов направлены на увеличение интегральных индексов ИМК и ИМХ, которые характеризуют развитие внутренней ассимилирующей поверхности. В настоящее время показана высокая обратная корреляция между мезофильным сопротивлением диффузии CO_2 и этими показателями; в иностранной литературе они обычно обозначаются как Ames/A и Achl/A (Dornhoff, Shibles, 1976; Лайск, 1977; Nobel, 1980; Nobel, Walker, 1985; Araus et al., 1986; Patton, Jones, 1989). Структурное состояние листа с максимальными значениями индексов ИМК и (или) ИМХ обычно соответствует его наибольшей фотосинтетической способности.

У C_4-растений с суккулентными цилиндрическими листьями, обитающих в среднегорьях (1800—2300 м), значения индексов ИМК и ИМХ выше, чем у растений, обитающих в пустынях, но с дальнейшим подъемом в горы эти показатели уменьшаются. Хотя на высоте 3860 м *Halogeton glomeratus* и *Salsola australis* имели толстые листья, УППЛ у них была самой низкой. Это свидетельствует о рыхлом сложении хлоренхимных тканей солянок в условиях высокогорий, и в действительности отмечаются очень небольшое количество клеток мезофилла и обкладки в единице площади листа и сильно развитые межклетники. Для высокогорной группы видов с сальзолоидной структурой характерна крупноклеточность, что особенно хорошо выявляется при сравнении разновысотных экотипов *S. australis*. Эти структурные изменения C_4-видов, связанные с высотной адаптацией, аналогичны тем, которые отмечены у C_3-растений. Е. А. Мирославов

и И. М. Кравкина (1990) обнаружили у высокогорных (3450 м над ур. м.) растений Заилийского Алатау значительное увеличение толщины листа, размеров клеток палисадной паренхимы и величины межклетников по сравнению с теми же показателями у растений среднегорий (1450—2600 м). Подобные результаты получены при сравнении разновысотных популяций растений в горах Новой Зеландии (Körner et al., 1986) и Центральных Альп (Körner et al., 1989). В этих работах отмечено увеличение толщины листа, размеров палисадных клеток и объема межклетников у растений, обитающих на больших высотах (2500—3000 м). При этом значения Ames/A у растений, обитающих на высоте 3000 м над ур. м., были выше, чем у растений, обитающих на высоте 600 м над ур. м., в результате появления дополнительного слоя палисадных клеток. Такое изменение структуры фотосинтетического аппарата (одновременное увеличение толщины листа и внутренней ассимилирующей поверхности) имеет адаптивное значение и обеспечивает увеличение интенсивности фотосинтеза в расчете на единицу площади листовой поверхности. С возрастанием высоты у горных видов повышается интенсивность фотосинтеза, снижение его происходит лишь на больших высотах (Глаголева, Филиппова, 1965; Chabot, Billings, 1972; Todaria, 1988). Эта предельная граница перелома фотосинтетической кривой и высотные диапазоны обитания носят индивидуальный характер. Например, у *Oxyria digyna* (L.) Hill. интенсивность фиксации CO_2 возрастала с 10 на высоте 1400 м над ур. м. до 22.9 мг CO_2/г сух. массы в 1 ч на высоте 3995 м над ур. м. (Billings et al., 1961; Chabot, Billings, 1972). Такая высотная стимуляция фотосинтеза имеет важное значение для выживания горных растений при сокращении площади ассимилирующей поверхности и продолжительности вегетационного периода. Такая интенсификация может быть связана с существованием трех механизмов: 1) изменением структурных элементов листа, направленным на увеличение внутренней ассимилирующей поверхности; 2) количественной стратегией биохимической адаптации, т. е. увеличением содержания ферментов фотосинтеза; 3) усилением CO_2-концентрирующих механизмов.

По мнению Мирославова и Кравкиной (1990), одними из основных особенностей структуры листьев высокогорных видов являются рыхлое сложение мезофилла и наличие больших межклетников, что позволяет растениям адаптироваться к условиям разреженной атмосферы. Эти авторы отмечают также увеличение размеров клеток с возрастанием высоты произрастания видов, но считают, что этот показатель может и уменьшаться в зависимости от экологических условий. Ch. Körner с соавт. (1989) связывают основу структурной адаптации растений к высоте с увеличением размеров клеток и толщины листа, что дает и увеличение внутренней ассимилирующей поверхности. При выращивании растений в условиях пониженных температур формируются такие же листья, как у альпийских видов, — толстые, с крупными клетками (Пьянков и др., 1984; Körner et al., 1989). Это свидетельствует о том, что температура является более важным фактором, чем парциальное давление углекислоты на больших высотах. При выращивании растений в условиях низкой концентрации CO_2 формируется более тонкая листовая пластинка (Milner et al., 1964; Madsen, 1973; Thomas, Harvey, 1983). Таким образом, можно сделать вывод, что крупноклеточность и увеличение толщины листа у альпийских растений связаны, скорее, с их адаптацией к температурному режиму, и в этом отношении они близки к арктическим видам (Назаров, 1978; Буболо, 1984). На наш взгляд, изменение основных структурных элементов листовых пластинок при высотной адаптации взаимосвязано благодаря наличию морфофизиологических корреляций. Первый фактор — структурная адаптация: анатомические показатели (толщина листа, размеры клеток, величина межклетников, число клеток и хлоропластов в единице площади) определяют внутреннее сопротивление диффузии CO_2, складывающееся из сопротивления диффузии жидкой фазы мезофилла и межклетников (Лайск, 1977; Nobel, Walker, 1985). Для обеспечения необходимой

диффузии CO_2 увеличение одного из компонентов должно приводить к снижению другого. В толстом листе возрастает длина межклеточных путей, и, хотя диффузия в газе происходит быстро, толщина листа все же может стать ограничивающим фактором. По мнению А. Х. Лайска (1982), для каждой толщины листа должен существовать какой-то оптимальный размер клеток, создающий минимальное суммарное сопротивление межклетников и жидкой фазы. Поэтому увеличение размеров клеток приводит к повышению сопротивления диффузии CO_2 жидкой фазы (возрастает длина пути CO_2 к хлоропласту в цитоплазме), но это отчасти компенсируется снижением сопротивления благодаря крупным межклетникам. Наши исследования показали, что эти закономерности характерны не только для C_3-, но и для C_4-растений при высотной адаптации.

Другой фактор — биохимическая адаптация — также характерен для растений с C_3- и C_4-типами фотосинтеза, но наблюдается только на ферментах цикла Кальвина, особенно РБФК. Содержание и активность РБФК обычно имеют высокие значения у криофильных C_3-видов (Tieszen, 1973) и возрастают при адаптации холодоустойчивых растений к низким температурам (Peet et al., 1977; Oulton et al., 1979). Отметим, что содержание РБФК у адаптированной к низким температурам арктической популяции *Oxyria digyna* было выше, чем у его же альпийской популяции (Chabot et al., 1972). Нами также обнаружено увеличение активности и содержания РБФК у C_4-растений в условиях высокогорья, при этом показано значительное снижение уровня ФЕПК по сравнению с таковым у пустынных видов (табл. 5). Подобная картина изменения соотношения активности РБФК/ФЕПК была также продемонстрирована у C_4-злака *Eleusine coracana* Gaertn. при его выращивании на разных высотных уровнях — 500 и 3000 м (Pandey, Purohit, 1980). Высокая активность ФЕПК у растений с кооперативным фотосинтезом из Южного Таджикистана обусловлена не только высокими температурами, но и сильным засолением почвы. Хорошо известно, что высокая концентрация солей способствует индукции синтеза и повышению активности данного фермента (Edwards et al., 1985).

При сравнении растений с разными типами кранц-анатомии оказалось, что виды атриплекоидной группы лучше адаптированы к условиям высокогорий, что выражается в более значительном увеличении общего содержания растворимого белка и активности РБФК (табл. 5). Высокая холодоустойчивость C_4-видов рода *Atriplex* продемонстрирована и другими авторами. Северо-американский вид *A. confertifolia* S. Wats. успешно вегетирует в прохладный зимне-весенний период и по положению температурного оптимума (14—17 °С) не отличается от произрастающих в это время C_3-видов (Caldwell et al., 1977b). Реакция фотосинтеза у C_4-вида *A. sabulosa* M. E. Jones на охлаждение не отличалась от таковой у C_3 *A. glabriuscula* (Berry, Björkman, 1980). Растения *A. confertifolia* и *A. vesicaria* Heward ex Benth. могли развиваться в условиях низких температур (8/6 °С — дневные и ночные температуры соответственно) и имели при этом низкий оптимум фиксации CO_2 — 15—20 °С, при этом у них не наблюдалось существенных изменений углеродного метаболизма (Caldwell et al., 1977a). Обладающий кранц-структурой вид *A. laciniata* L. произрастает в условиях сравнительно прохладного климата на Британских о-вах и в Швеции (Long et al., 1975; Long, 1983).

Высокий приспособительный потенциал растений рода *Atriplex* в значительной степени связан с их биохимической адаптацией. R. Pearcy (1977) наблюдал увеличение активности РБФК у *A. lentiformis* S. Wats. при выращивании этого вида в условиях пониженных температур (23/18 °С) по сравнению с высокими (43/30 °С) и сделал вывод, что активность РБФК может лимитировать фотосинтез не только C_3-, но и C_4-видов. O. Björkman с соавт. (1976) обнаружили, что у холодоустойчивого вида *A. sabulosa* в оптимальных для него условиях (28/18 °С) содержание РБФК составляет 20% от суммы растворимых белков, в то время как у термофильного C_4-вида *Tidestromia oblongifolia* Standley при благоприятном

температурном режиме (45/32 °C) количество белка Фракции 1 составляло всего 10%. Из результатов наших исследований также следует, что в условиях холодного климата высокогорий у всех C_4-видов возрастает процентная доля РБФК от суммы растворимых белков, а у видов рода *Atriplex* увеличивается и содержание последних.

Вид *Kochia prostrata* в горных условиях был изучен нами только в районе г. Хорога (2300 м). При сравнении его с пустынным экотипом оказалось, что у горных форм активность РБФК выше, а уровень ферментов цикла дикарбоновых кислот (ФЕПК и НАДФ-МЭ) значительно ниже (табл. 5). По-видимому, данный вид обладает высокой адаптивной способностью. По наблюдениям С. С. Иконникова (1963), *K. prostrata* на Восточном Памире поднимается на большую высоту (3700—3800 м); еще выше высотная граница этого вида на Западном Тибете (пустынная область Джангтанг), где *K. prostrata* обитает на высоте 5000 м и относится к доминантам растительного покрова (Вальтер, 1975). По температурным показателям климата этот район Тибета (средняя годовая температура —5 °C, средняя температура июля +8 °C) сравним с Восточным Памиром в районе оз. Каракуль (около 4000 м), где средняя годовая температура составляет —3.8 °C, а средняя температура июля равна +8.3 °C (Справочник ..., 1967). Во всяком случае *K. prostrata* является одним из наиболее высокогорных C_4-видов естественной флоры Памира.

Приведенные факты являются подтверждением существования количественной стратегии биохимической адаптации растений к условиям низких температур, что свидетельствует о важной роли РБФК в этом процессе независимо от типа фотосинтеза растений. Некоторые авторы (Pandey, Purohit, 1980; Pandey et al., 1984) считают, что высокое содержание РБФК у горных растений может обеспечить повышение эффективности использования CO_2 в условиях разреженной атмосферы и является в определенной степени CO_2-концентрирующим механизмом. В этом случае становится непонятно, почему у C_4-видов на больших высотах происходит увеличение активности РБФК, а не ФЕПК — первичного акцептора CO_2. Содержание углекислоты в клетках обкладки у C_4-видов намного превышает содержание CO_2 в атмосфере, поэтому даже в условиях некоторого разрежения [обычная концентрация CO_2 на высоте 3000 м над ур. м. составляет около 70% от ее значения на уровне моря, Todaria (1988)] концентрация углекислоты должна быть достаточной для обеспечения эффективной работы РБФК. Сходная реакция C_3- и C_4-видов — увеличение количества РБФК на высоте — указывает на сходные причины такого увеличения. В обоих случаях это вызвано необходимостью усиления скорости работы цикла Кальвина для регенерации РБФ и поддержания высокой скорости фотосинтеза при пониженных температурах. У C_4-видов снижение РБФ-карбоксилазной реакции будет приводить к уменьшению скорости регенерации ФЕП: замедлятся челночный перенос обкладка—мезофилл и восстановление фосфотриоз (малатные виды), замедлятся декарбоксилирование C_4-кислот и образование пирувата (малатные и аспартатные виды).

Таким образом, проведенный структурно-функциональный анализ C_4-видов маревых, обитающих в разных условиях, показал различие экологических возможностей растений разных структурно-функциональных типов. У всех изученных видов адаптация к большим высотам выражается в увеличении толщины листа, размеров клеток и величины межклетников (т. е. так же, как у C_3-видов), однако у видов рода *Atriplex* отмечается увеличение внутренней ассимилирующей поверхности (удельного веса листа, количества клеток и хлоропластов в единице листовой поверхности), в то время как у видов сальзолоидной группы — ее редукция. Отсутствуют явно выраженные ультраструктурные изменения в строении хлоропластов и митохондрий даже у крайних экотипов. Биохимическая адаптация высокогорных C_4-видов проявляется в подавлении активности ферментов цикла дикарбоновых кислот, увеличении активности и относительного

(а у видов рода *Atriplex* — и абсолютного) содержания РБФК. Наблюдаемые изменения связаны в основном с адаптацией растений к низким температурам и короткому периоду вегетации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буболо Л. С. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1482—1491. — *Вальтер Т.* Растительность земного шара. Т. 3. М.: Прогресс, 1975. 428 с. — *Глаголева Т. А., Филиппова Л. А.* Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира // Проблемы ботаники. 1965. Т. 7. С. 120—132. — *Иконников С. С.* Определитель растений Памира // Тр. Памирск. биолог. станции Ботанического института АН ТаджССР. Душанбе, 1963. Т. 20. С. 5—282. — *Лайск А. Х.* Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений. М.: Наука, 1977. 195 с. — *Лайск А. Х.* Соответствие фотосинтезирующей системы условиям среды // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 221—234. — *Мирославов Е. А., Кравкина И. М.* Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 368—375. — *Мокроносов А. Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 1978. С. 5—30. — *Назаров С. К.* Структурно-функциональные особенности листа трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 1978. С. 108—111. — *Пьянков В. И., Васьковский М. Д., Баринов М. Г.* Температурный режим и фотосинтетический аппарат растений арктической тундры // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 150—155. — *Пьянков В. И., Кузьмин А. Н., Демидов Э. Д., Маслов А. И.* Биохимические типы фотосинтеза C_4-растений аридной зоны Средней Азии // ДАН СССР. 1991. Т. 318. № 2. С. 509—512. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 31. Таджикская ССР. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 228 с. — *Araus J. L., Alegre L., Calafel R., Serret M. D.* Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 12. P. 1760—1770. — *Berry J., Björkman O.* Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 491—543. — *Billings W. D., Clebsch E. E. C., Mooney H. A.* Effect of low concentration of carbon dioxide on photosynthesis rates of two races of *Oxyria* // Science. 1961. Vol. 133. N 3467. P. 1834. — *Björkman O., Boynton J., Berry J.* Comparison of the heat stability of photosynthesis, chloroplast membrane reactions, photosynthetic enzymes, and soluble protein in leaves of heat adapted and cold adapted C_4 species // Carnegie Inst. Year Book. 1976. Vol. 75. P. 400—407. — *Caldwell M. M., Osmond C. B., Nott D. L.* C_4 pathway of photosynthesis at low temperature in cold tolerant *Atriplex* species // Plant Physiol. 1977a. Vol. 60. N 1. P. 157—164. — *Caldwell M. M., White R. S., Moore R. T., Camp L. B.* Carbon balance, productivity, and water use of cold-winter desert shrub communities dominated by C_3 and C_4 species // Oecologia. 1977b. Vol. 29. N 4. P. 275—300. — *Chabot B. F., Billings W. D.* Origins and ecology of the sierran alpine flora and vegetation // Ecol. Monogr. 1972. Vol. 42. N 2. P. 164—195. — *Chabot B. F., Chabot J. F., Billings W. D.* The activity of ribulose-1.5-diphosphate carboxylase in arctic and alpine population of *Oxyria digyna* // Photosynthetica. 1972. Vol. 6. N 4. P. 364—369. — *Dornhoff G. M., Shibles R.* Leaf morphology and anatomy in relation to CO_2-exchange rate of soybean leaves // Crop Sci. 1976. Vol. 16. N 3. P. 377—381. — *Downton M. J. S.* The occurrence of C_4-photosynthesis among plants // Photosynthetica. 1975. Vol. 9. N 1. P. 96—105. — *Edwards G. E., Ku M. S. B., Monson R. K.* C_4 photosynthesis and its regulation // Photosynthetic mechanisms and the environment. Amsterdam etc.: Elsevier Sc. Publ., 1985. P. 287—327. — *Körner Ch., Bannister P., Mark A. F.* Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms // Oecologia. 1986. Vol. 69. N 4. P. 577—588. — *Körner Ch., Neumayer M., Menendez-Riedl S. P., Smeets-Scheel A.* Functional morphology of mountain plants // Flora. 1989. Vol. 182. N 5-6. P. 353—383. — *Long S. P.* C_4 photosynthesis at low temperatures // Plant, Cell and Environ. 1983. Vol. 114. N 2. P. 345—363. — *Long S. P., Incoll L. D., Woolhouse H. W.* C_4 photosynthesis in plants from cool temperate regions with particular reference to *Spartina townsendii* // Nature. 1975. Vol. 257. N 5527. P. 622—624. — *Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J.* Protein measurements with Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. N 2. P. 265—275. — *Madsen E.* Effect of CO_2-concentration on the morphological, histological and

cytological changes in tomato plants // Acta Agricult. Scand. 1973. Vol. 23. N 2. P. 241—246. — *Milner H. W.*, *Hiesey W. M.*, *Nobs M. A.* Physiology of climatic races // Carnegie Inst. Year Book. 1964. Vol. 63. P. 426—430. — *Nobel P. S.* Leaf anatomy and water use efficiency // Adaptation of plants to water and high temperature stress. N. Y.: Wiley Intersc., 1980. P. 65—75. — *Nobel P. S.*, *Walker D. S.* Structure of leaf photosynthetic tissue // Photosynthetic mechanisms and the environment. Amsterdam etc.: Elsevier Sc. Publ., 1985. P. 501—536. — *Oulton K.*, *Williams G. L. III*, *May D. S.* Ribulose-1.5-bisphosphate carboxylase from altitudinal population of *Taraxacum officinale* // Photosynthetica. 1979. Vol. 13. N 1. P. 15—20. — *Pandey O. P.*, *Bhadula S. K.*, *Purohit A. N.* Changes in the activity of some photosynthetic and photorespiratory enzymes in *Selinium vaginatum* Clarke grown at two altitudes // Photosynthetica. 1984. Vol. 18. N 1. P. 153—155. — *Pandey O.P.*, *Purohit A. N.* Activity of PEP-carboxylase and two glycolate pathway enzymes in C_3 and C_4 plant grown at two altitudes // Curr. Sci. 1980. Vol. 49. N 7. P. 263—265. — *Patton L.*, *Jones M. B.* Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willows // New Phytol. 1989. Vol. 111. N 4. P. 657—661. — *Pearcy R. W.* Acclimation of photosynthetic and respiratory carbon dioxide exchange to growth temperature in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. // Plant Physiol. 1977. Vol. 60. N 4. P. 795—799. — *Peet M. M.*, *Ozbun J. L.*, *Wallace D. H.* Physiological and anatomical effects of growth temperature on *Phaseolus vulgaris* L. cultivars // J. Exp. Bot. 1977. Vol. 28. N 102. P. 57—69. — *P'yankov V. I.* Evolution and ecological importance of C_4-plants in arid zone of Middle Asia // Abstr. Soviet-Indian Simp. Pushchino, 1990. P. 22—23. — *Raghavendra A. S.*, *Das V. S. R.* The occurrence of C_4-photosynthesis: a supplementary list of C_4 plants reported during late 1974 — mid-1977 // Photosynthetica. 1978. Vol. 12. N 2. P. 200—208. — *Thomas J. F.*, *Harvey C. N.* Leaf anatomy of four species grown under continuous CO_2 enrichment // Bot. Gas. 1983. Vol. 144. N 2. P. 303—309. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses // Arct. Alp. Res. 1973. Vol. 5. N 3. P. 239—251. — *Todaria N. P.* Ecophysiology of mountain plants: 1. Photosynthesis // Acta Physiol. Plant. 1988. Vol. 10. N 3. P. 199—226. — *Winter K.* C_4 plants with high biomass in arid regions of Asia — occurrence of C_4 photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* // Oecologia. 1981. Vol. 48. N 1. P. 100—106.

Уральский государственный университет
Екатеринбург
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 III 1993

SUMMARY

The quantitative characteristics and the ultrastructure of leaf chlorenchyma cells and the activity of photosynthetic enzymes were studied in C_4-*Chenopodiaceae* plants of three structural-biochemical groups grown in Eastern (3860 m) and Western (1800—2300 m) Pamirs and in the Middle Asian hot deserts. The increase of leaf thickness, cell and intercellular space volumes were shown in all species as the result of the altitudinal adaptation. However, with higher elevation in plants with Atriplecoid-type of leaf anatomy, the increase of leaf specific weight and the number of cells and chloroplasts per square unit of leaf surface were found whereas in species with Salsoloid-type of leaf kranz-anatomy these characteristics became lower. Essential differences in the plastid structure of both chlorenchyma cell types in mountain and desert species were not revealed. The biochemical adaptation of the C_4-species to higher altitude was the suppression of the activity of the dicarboxylic acid cycle enzymes (PEPCase, NADP-ME) and the increase of the activity and contents of RBPCase, especially in *Atriplex* species. The possible reasons for the obtained characteristic features of the reaction of C_4-species in different structural-biochemical groups are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.973 : 571 (118.2/119.1 : 479.25)

И. Г. Габриелян

LONICERA И *VIBURNUM* (*CAPRIFOLIACEAE*) В ПОЗДНЕМ ПЛИОЦЕНЕ—РАННЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ БАССЕЙНА РЕКИ ВОРОТАН (АРМЕНИЯ)

I. G. GABRIELJAN. *LONICERA* AND *VIBURNUM* (*CAPRIFOLIACEAE*) IN THE LATE PLIOCENE—EARLY PLEISTOCENE OF THE VOROTAN RIVER BASIN (ARMENIA)

В коллекции среди отпечатков листьев на диатомитах сисианской свиты, собранных в бассейне р. Воротан (верхний плиоцен—нижний плейстоцен), обнаружены представители сем. *Caprifoliaceae*. Впервые в ископаемом состоянии отмечены *Lonicera caucasica* и *L. iberica*. Новой для палеофлор Армении является находка отпечатка листа *Viburnum lantana*. Все 3 вида и ныне произрастают в Закавказье.

Эта работа является продолжением серии статей об отпечатках растений из верхнеплиоценово-нижнеплейстоценовых отложений Сисианского р-на Армении (Гохтуни, 1987, 1988; Габриелян, 1991, 1993). Мне удалось установить здесь наличие 3 видов сем. *Caprifoliaceae*, произрастающих в Армении и ныне: *Lonicera caucasica* Pall., *L. iberica* Bieb., *Viburnum lantana* L. Чтобы продемонстрировать правильность определения ископаемых образцов, в настоящей статье (как и в предыдущей, см. Габриелян, 1993) вначале дается описание листьев современных растений, а затем с ними сравниваются ископаемые.

Lonicera caucasica Pall.
(табл. I, *1—4*; рис. 1, *а—и*)

Описание листьев современных растений. Пластинка 1.8—7.9 см шир. (крупные листья в основном на стерильных побегах), цельная, форма ее разнообразна: округлая, эллиптическая, яйцевидная, обратнояйцевидная, яйцевидно-ланцетная. Основание клиновидное, округлое, редко слегка сердцевидное и неравнобокое; верхушка коротко заостренная, острая, иногда притупленная или округлая. Край листа цельный, слабоволнистый. Жилкование перисто-петлевидно-сетчатое. Главная жилка проходящая, вторичных жилок 6—15 (в среднем 8—12) пар, большей частью они очередные, брахидодромные, отходят от главной под углом 35—79°. Черешок короткий, 0.1—0.5 см дл. (табл. I, *2, 4*; рис. 1, *а—е, з*).

Сравнение ископаемого листа с современными. В коллекции (Институт ботаники АН Армении) имеется отпечаток одного листа без черешка и верхушки, но с отлично сохранившимся жилкованием. Отпечаток сходен с современными листьями *L. caucasica* по форме, размерам пластинки и по характеру жилкования. Форма ископаемого листа эллиптическая, с округло-неравнобоким основанием, примерно 7.6 см дл., 3.7 см шир., вторичные жилки отходят от главной под углом 37—69° (табл. I, *1, 3*; рис. 1, *ж, и*).

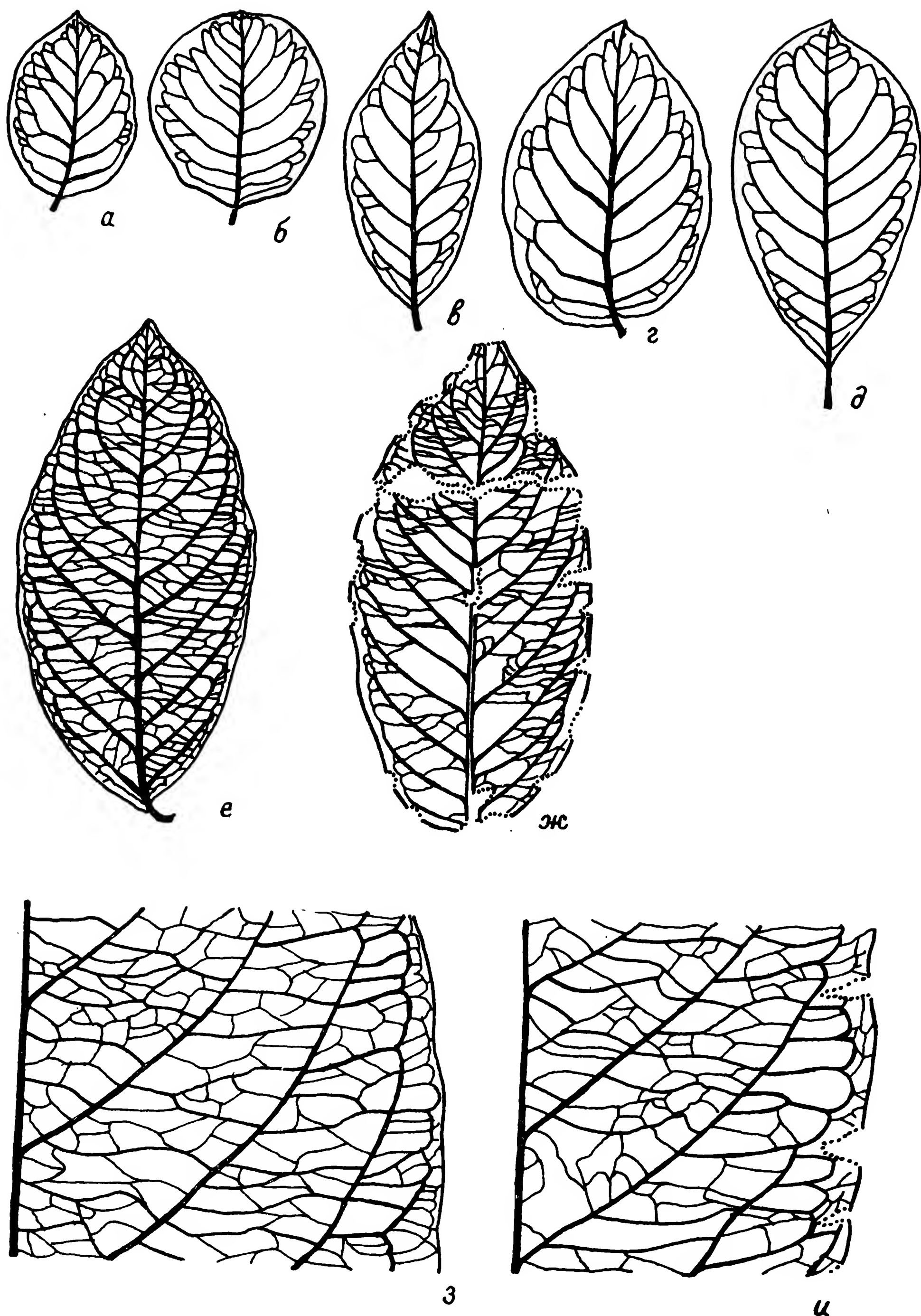


Рис. 1. *Lonicera caucasica.*

а—е, з — современные листья [краткие этикетки (БИН РАН): *а, в—г, е* — Армения, IX 1961, А. И. Пояркова; *б, д* — Сев.-Зап. Кавказ, VIII 1946, В. В. Липатов; *з* — Армения, Сисианский р-н, VII 1977, П. Д. Ярошенко]; *ж, и* — ископаемый лист (образец 30-1038). *з, и* — × 3.

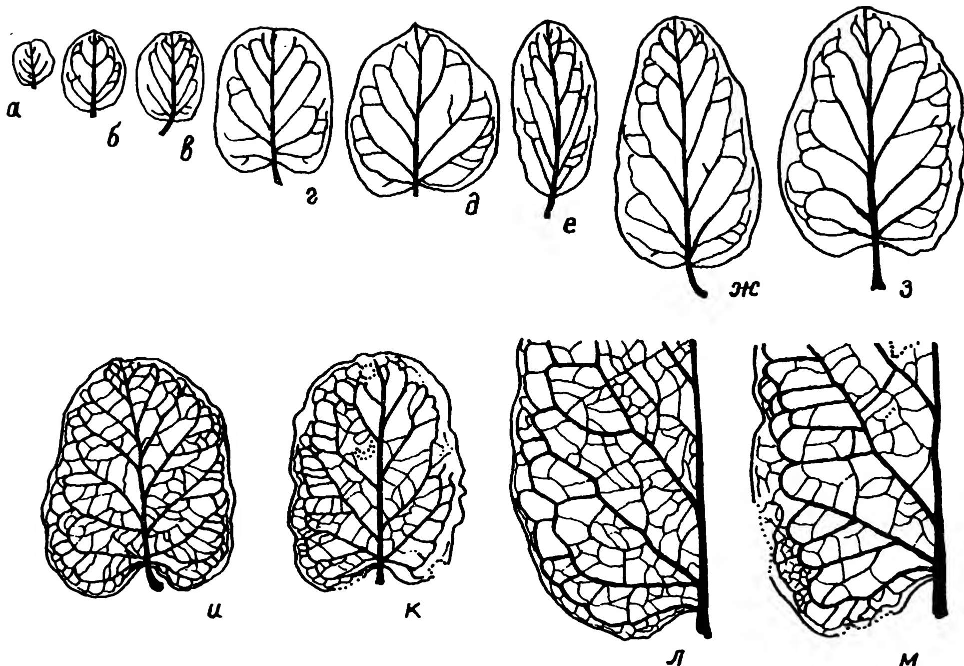


Рис. 2. *Lonicera iberica.*

а—и, л — современные листья [краткие этикетки (БИН РАН): *а, б* — Азербайджан, X 1937, А. И. Пояркова; *в, г* — Дагестан, VII 1976, Ю. Л. Меницкий; *д* — Азербайджан, VI 1971, Е. Е. Гогина; *е, ж* — Армения, VIII 1968, Л. Ц. Кузьмина; *з, и* — Дагестан, VI 1961, Н. Н. Цвелев; *л* — Армения, IX 1966, И. А. Грудзинская]; *к, м* — ископаемый лист (образец 30-Shm/452). *л, м* — × 2.

Материал и местонахождения. Образец 30-1038; окр. пос. Шамб.

Lonicera iberica Bieb.

(табл. I, *5—8*; рис. *2*, *а—м*)

Описание листьев современных растений. Пластинка 0.5—4.3 см дл., 0.3—3.5 см шир.,[1] цельная, яйцевидная (до округло-яйцевидной), реже треугольная или эллиптическая. Основание сердцевидное, почковидное, выемчатое, иногда округлое, верхушка притупленная, округлая, изредка слабовыемчатая. Край листа цельный, волнистый (волнообразный изгиб края образуется вследствие неравномерного разрастания ткани пластинки по краям и в срединной части (Федоров и др., 1956)). Жилкование перисто-петлевидно-сетчатое. Вторичных жилок 3—7 пар, они отходят от главной под углом 30—120° (50—120° — у основания, 30—66° — выше основания). Черешок короткий, 0.1—0.6 см дл. (табл. I, *6, 8*; рис. 2, *а—и, л*).

Сравнение ископаемого листа с современными. В коллекции имеются отпечаток и противоотпечаток одного листа хорошей сохранности.[2] Отпечатки сходны с листьями *L. iberica* по форме и размерам пластинки, по длине черешка и характеру жилкования. Форма ископаемого листа яйцевидная, с сердцевидным

---

[1] Обычно листья у основания побегов мелкие. Встречаются также полностью мелколистные растения, характерные для скудных, каменистых, сухих почв.

[2] Я называю эти две части одного ископаемого листа по традиции отпечатком и противоотпечатком, но в конкретном случае можно определенно указать, что образец 452 — это нижняя сторона листа, а образец 452А — верхняя.

основанием и округлой верхушкой, 3.3 см дл., 2.4 см шир., черешок 0.3 см дл. (табл. I, *5, 7*; рис. 2, *к, м*).

Материал и местонахождения. Образец 30-Shm/452 (отпечаток), 30-Shm/452A (противоотпечаток); окр. пос. Шамб.

Viburnum lantana L.

(табл. II, *1—4*; рис. 3, *а—д*)

Описание листьев современных растений. Пластинка обычно 3—10 см дл., 1.7—7 см шир., цельная, яйцевидная, продолговато-яйцевидная, эллиптическая, иногда округлая. Основание слабосердцевидное, часто неравнобокое; верхушка заостренная, притупленная или округлая. Край листа островыемчато-зубчатый. Жилкование перисто-сетчатое, с 5—12 боковыми (краспедодромными) жилками, непосредственно входящими в зубцы; обычно они вильчато ветвящиеся. Нижние (крупные) пары вторичных жилок обычно заходят в зубцы выше половины (или в середине) пластинки, загибаются S-образно. От них отходят несколько крупных жилок, по толщине не уступающих вторичным. Жилки, входящие в зубцы, выставляются из них в виде короткого мозолистого острия. Черешок толстый, сплющенный, 0.5—3.1 см дл. (табл. II, *2, 4*; рис. 3, *а—г*).

Сравнение ископаемого листа с современными. Из окр. с. Дарбас осенью 1991 г. местные школьники, помогавшие автору во время раскопок, обнаружили интересный неполный отпечаток листа, в дальнейшем определенный мной как *Viburnum lantana*. Отпечаток сходен с листьями вышеуказанного вида по форме, основанию пластинки и ее краю, характеру жилкования и по сплющенному черешку. Пластинка яйцевидная, вероятно, 8.5 см дл., 5.5 см шир., основание округлое, неравнобокое, край островыемчато-зубчатый, черешок 1.2 см дл. (табл. II, *1, 3*; рис. 3, *д*).

Материал и местонахождения. Образец 30-D/506 (отпечаток), 30-D/506A (противоотпечаток); окр. с. Дарбас.

Ископаемые находки листьев родов *Lonicera* и *Viburnum* в Армении представляют большой интерес, так как вопрос о времени и месте формирования семейства и его объеме до сих пор является спорным (Пояркова, 1958; Рябова, 1980).

В ископаемом состоянии листья *Viburnum lantana* найдены на Кавказе в плиоцене (Дуаб, Абхазия; Колаковский, 1956), в голоцене (Хевша, Восточная Грузия; Палибин, 1927) и на горе Машук (Северный Кавказ; Краснов, 1911). Современный ареал *V. lantana* охватывает весь Кавказ, Крым, юго-западную часть Европы, Средиземноморье, Армянский Курдистан. В Армении *V. lantana* растет до верхнего горного пояса (2500 м над ур. м.). Образует подлесок, особенно обильно встречаясь в сухих дубравах из *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. ex Hohen., растет также по опушкам леса и в кустарниковых зарослях. Интересно отметить, что отпечатки листьев *Q. macranthera* в палеофлорах Сисиана весьма обильны (Гохтуни, 1988).

Lonicera caucasica и *L. iberica* в ископаемом состоянии до сих пор не были обнаружены.

В настоящее время *L. iberica* произрастает в Дагестане, Восточном и Южном Закавказье, Армянском Курдистане, Талыше и на хр. Эльбурс. В Армении встречается от нижнего до верхнего горного пояса. Произрастает преимущественно по южным, сухим, часто скалистым склонам, на лесных полянах и опушках. Частый элемент в можжевеловых ксерофильных редколесьях, шибляке и фригане.

Ареал *L. caucasica* охватывает весь Кавказ, Анатолию и Северный Иран. В Армении обитает повсеместно. Излюбленные места — кустарниковые заросли,

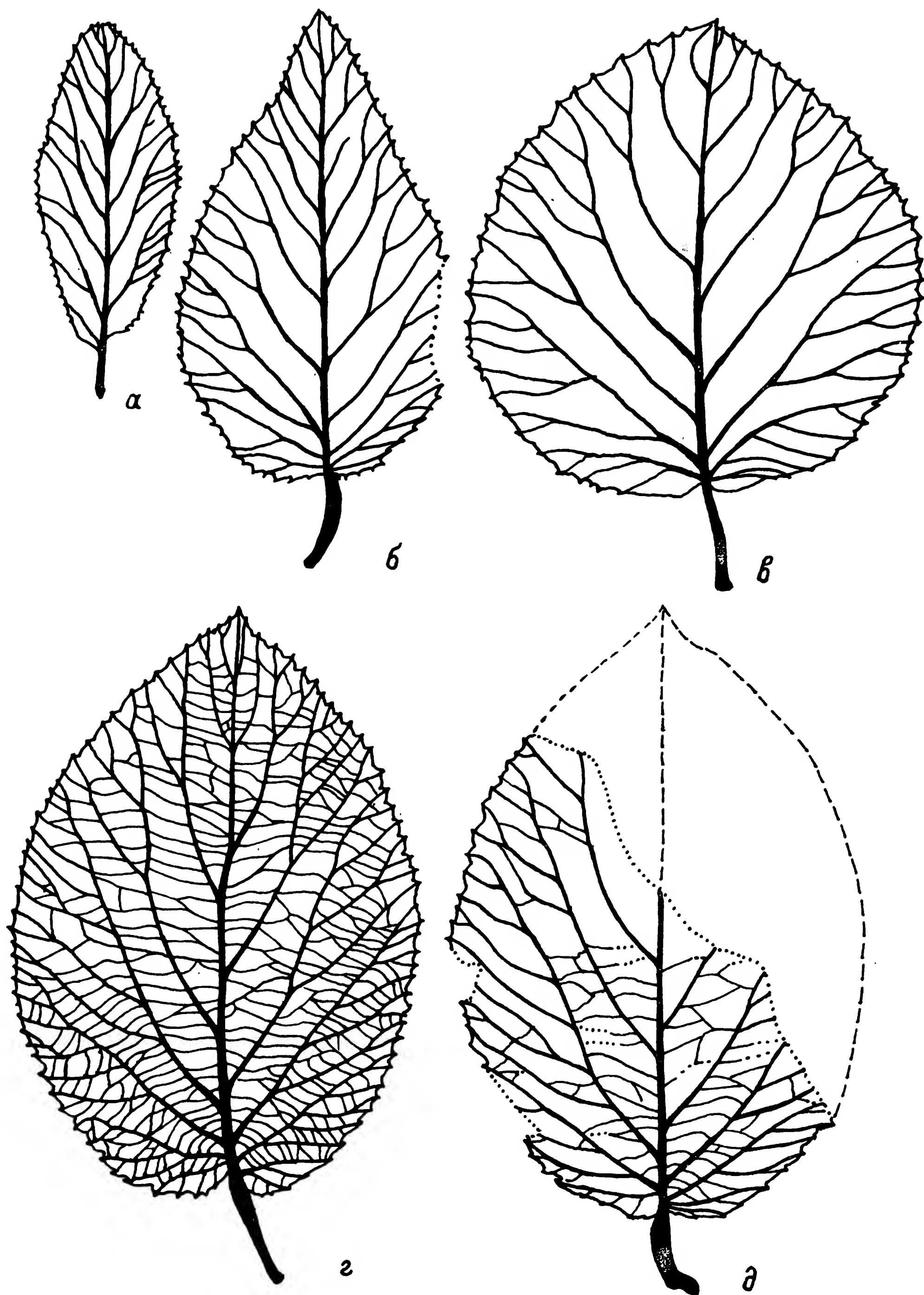


Рис. 3. *Viburnum lantana.*

а—г — современные листья [краткие этикетки (БИН РАН): *а, б* — Дагестан, VII 1898, Т. Алексеенко; *в* — Азербайджан, VII 1963, А. Е. Бобров; *г* — Austria, Dörfler, 3742]; *д* — ископаемый лист (образец 30-D/506).

чингилы, подлесок дубово-грабовых лесов. В верхнем лесном поясе на открытых местах образует раскидистые, почти шаровидные кусты.

Вместе с отпечатками листьев *Viburnum lantana, Lonicera caucasica* и *L. iberica* в местонахождениях Сисианского р-на Армении встречаются многочисленные отпечатки листьев и плодов ксерофитных растений — компонентов горных кустарниковых зарослей, редколесий, шибляка, фриганы. Из них можно отметить *Ceterach officinarum* Willd., *Juniperus* sp., *Quercus macranthera, Acer ibericum* Bieb., *Celtis caucasica* Willd., *Cotinus coggygria* Scop., *Berberis vulgaris* L., *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et Mey., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., *Paliurus spina-christi* Mill., *Cotoneaster integerrimus* Medic., *Rosa spinosissima* L., *Spiraea crenata* L., *Ribes orientale* Desf., *Thymus kotschianus* Boiss. et Hohen.

Видимо, в позднеплиоценово-раннеплейстоценовое время наряду с дубово-грабовыми лесами (с примесью липы, ясеня, ильма и березы) на южных склонах бассейна р. Воротан уже существовала растительность ксероморфного типа, ныне широко распространенная в Южном Закавказье.

За помощь при подготовке данной статьи искренне благодарю Сергея Глебовича Жилина. Глубоко признателен за выполненные фотографии современных и ископаемых растений Галине Ивановне Петровой.

Данная работа выполнена при поддержке Фонда Дж. Сороса, стипендиатом которого на 1992—1993 гг. является автор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриелян И. Г. Potamogeton perfoliatus (*Potamogetonaceae*) в сисианской плиоценово-плейстоценовой флоре (Армения) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1160—1163. — *Габриелян И. Г.* Отпечатки листьев и побегов *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) из плиоцена—плейстоцена Армении // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 33—39. — *Гохтуни Н. Г.* Новые данные о сисианской ископаемой флоре (Армения) // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40. № 6. С. 500—503. — *Гохтуни Н. Г. Quercus macranthera* Fisch. et C. A. Mey. ex Hohen. в сисианской ископаемой флоре // Биол. журн. Армении. 1988. Т. 41. № 10. С. 863—864. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Дуаба // Тр. Сухумск. бот. сада. 1956. Вып. IX. С. 211—309. — *Краснов А. Н.* Начатки третичной флоры Юга России // Изв. О-ва исп. природы при Имп. Харьковск. ун-те. Харьков, 1911. Т. XLIV. С. 148—255. — *Палибин И. В.* Флора послеледниковых травертинов Душетского уезда (Грузия) // Изв. Геолог. Ком. Л., 1927. Т. XZVI. № 5. С. 419—584. — *Пояркова А. И.* Семейство Жимолостные // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. XXIII. С. 419—584. — *Рябова Н. В.* Жимолость. М.: Наука, 1980. 160 с. — *Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 15 VI 1993

УДК 582.893 : 576.312.35 © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 10

М. Г. Пименов, М. В. Леонов, М. Г. Васильева, Ю. В. Даушкевич

КОМПЬЮТЕРНАЯ БАЗА ДАННЫХ ПО КАРИОЛОГИИ *UMBELLIFERAE* МИРОВОЙ ФЛОРЫ

M. G. PIMENOV, M. V. LEONOV, M. G. VASIL'EVA, Yu. V. DAUSHKEVICH. COMPUTER DATABASE ON THE CARYOLOGY OF THE WORLD *UMBELLIFERAE*

Описана созданная в Ботаническом саду МГУ компьютерная база данных CARUM по кариологии *Umbelliferae* мировой флоры. Показаны распределения хромосомных чисел в семействе в целом и в отдельных подсемействах, а также возможные пути эволюции хромосомных чисел в пределах семейства.

Кариотаксономия, несомненно, является одним из существенных элементов мультидисциплинарного подхода к проблемам систематики растений и в то же время одним из старейших методов «новой» (не макроморфологической) систематики. Признаки кариотипа (хромосомное число, размер и морфология хромосом) обычно считаются более постоянными по сравнению с другими морфологическими характеристиками. Кариологические данные традиционно включаются в большинство современных таксономических и флористических исследований, а любые филогенетические построения выглядят недостаточными и неполными без их учета.

В настоящее время хромосомные числа определены примерно для 15—20% видов цветковых растений (Stace, 1989). Регистрация и анализ опубликованных кариологических данных каких-либо крупных групп объектов (совокупностей видов региональных флор или таксономических единиц) требуют работы с большими массивами однородных данных. На современном уровне развития вычислительной техники представляются естественными хранение и обработка этих данных в форме компьютерной базы данных. Следует отметить, что при создании кариологической базы данных возникает меньше чисто технических проблем, чем при реализации других таксономических информационных систем, поскольку кариологические признаки таксонов в основном являются количественными (гаплоидное и диплоидное числа хромосом, морфометрические параметры хромосом). Первые компьютерные системы регистрации хромосомных чисел, в которых ввод информации производился еще с перфокарт, появились в начале 70-х годов (Löve, Löve, 1974, 1975). Кариологическая информация учитывалась также в рамках Европейской системы таксономической, флористической и биосистематической документации (EDS) и являлась частью биосистематического блока (Moore, 1982). Периодические сводки опубликованных хромосомных чисел растений, издаваемые Миссурийским ботаническим садом с 1975 г., базируются на компьютерной базе данных, поддерживаемой системой TROPICOS.

В настоящей статье описывается реально функционирующая база данных по кариологии зонтичных (*Umbelliferae*) мировой флоры, созданная в Ботаническом саду МГУ в сотрудничестве с факультетом вычислительной математики и кибернетики того же университета. База данных реализована на ЭВМ IBM PC/AT 286 Ботанического сада МГУ с жестким диском 40 Мгб с помощью специально разработанной программы CARUM (CARyologia UMbelliferarum) на языке СУБД семейства dBase. В настоящее время база данных CARUM содержит 5418 единиц кариоинформации, относящихся к 1595 принятым видам из 321 рода, и занимает объем около 4 Мгб. Единицей кариоинформации мы называем приведенные в определенной цитируемой работе сведения о хромосомных числах и кариотипе, относящиеся к одному виду или внутривидовому таксону, происходящему из одного (с точностью, принятой в CARUM) района.

Первоначально описываемая база данных создавалась на большой ЭВМ ЕС 1045 факультета вычислительной математики и кибернетики МГУ с использованием сетевой СУБД АСО «Экстерн», разработанной на том же факультете. Ввод данных производился в пакетном режиме с перфокарт. В дальнейшем база данных CARUM была переведена на персональную ЭВМ Ботанического сада МГУ. При переносе базы данных CARUM на персональную ЭВМ фактически была создана новая система, но естественно с учетом опыта работы и алгоритмов предыдущей, а образы исходных данных, введенных в свое время с перфокарт, были перенесены с магнитной ленты на дискеты, а затем перевведены в новую систему с помощью специально разработанной для этого процедуры пакетного ввода данных. Следует отметить, что пакетный ввод данных, несмотря на кажущуюся архаичность, имеет свои преимущества по сравнению с основным для большинства систем такого типа диалоговым вводом. Данные при пакетном вводе могут подготавливаться в виде обычных текстовых файлов с соответствующей структурой, а после запуска программы ввода не требуется особого квалифицированного вмешательства, кроме заключительного анализа протокола ввода с возможными сообщениями об ошибках. Последующая эксплуатация системы CARUM осуществлялась уже в диалоговом режиме. В процессе работы система претерпела довольно существенные изменения в организации как интерфейса (в соответствии с опытом, накопленным при эксплуатации), так и программно-инструментальной основы: СУБД dBase III+ была заменена на русифицированную версию Foxbase+.

Umbelliferae является одним из крупнейших семейств цветковых растений и занимает в мировой флоре 11—13-е место по числу видов и 6—8-е по числу родов (Willis, 1949; Flowering . . ., 1978; Mabberley, 1987). Согласно нашим оценкам (Пименов, Леонов, 1992), семейство включает в себя 455 родов и около 3600—3750 видов. Какая-либо кариологическая информация (по крайней мере хромосомные числа) известна для 70.5% принятых родов и 40—44% видов. Таким образом, кариологическая изученность семейства выше, чем покрытосеменных в целом, что можно объяснить преимущественно внетропическим распространением *Umbelliferae*, а также публикацией ряда работ, специально посвященных кариологии *Umbelliferae* различных областей мира и отдельных таксонов (Bell, Constance, 1957, 1960, 1966; Constance et al., 1971, 1976; Cauwet-Marc, 1979; Constance, Chuang, 1982; и др.).

С точки зрения внутренней структуры база данных CARUM состоит из следующих файлов: видовых и внутривидовых названий, кариоинформации и литературных ссылок. Для родовых названий используется файл GENUS базы данных GNOM по номенклатуре родов *Umbelliferae* мира (Пименов, Леонов, 1992). Видовые названия вводятся отдельно до введения первой кариоинформации о виде, для них принята двухступенчатая иерархическая система и при необходимости приводится название внутривидового таксона (подвида, разновидности или формы). Каждая запись, соответствующая единице кариоинформации, разделена на следующие поля: происхождение материала (с точностью до страны, для крупных стран — с точностью до административного региона), отдельно указываются образцы культурного происхождения и из ботанических садов, образцы неизвестного происхождения; мейотическое (гаплоидное) и(или) соматическое (диплоидное) хромосомное число; сведения о наличии данных о морфометрии хромосом; индексная ссылка на название, под которым опубликованы данные; индексная ссылка на литературный источник. Хотя мейотическое хромосомное число обычно соответствует соматическому, их раздельная регистрация дает информацию о методе определения хромосомного числа и связанной с ним надежности определения. В некоторых семействах, например *Bromeliaceae*, такой раздельный учет имеет принципиальное значение (Brown, Gilmartin, 1989). Литературные ссылки вводятся в текстовой форме, разбитой на: год публикации, автор(ы), название работы, место публикации.

Отдельным вопросом при создании таксономических баз данных является сведение синонимики. В большинстве опубликованных фундаментальных сводок, таких как «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) и периодические «Индексы хромосомных чисел растений» (Indices . . ., 1975—1989), издаваемые Миссурийским ботаническим садом, корректное критическое сведение синонимики и соответственно кариологической информации не было предусмотрено. В результате данные об одном виде иногда приведены дважды, трижды или даже четырежды, что может существенно исказить картину распределения хромосомных чисел. Обратный пример некорректного изменения названий растений в соответствии с их хромосомными числами (по принципу один вид—одно число) наглядно продемонстрирован в работе A. Löve, D. Löve (1975). Очевидно, что корректное сведение синонимов в сводки по хромосомным числам возможно только в пределах группы, хорошо известной составителю, и только в некритических случаях.

В целях более эффективного использования памяти на жестком диске отдельный файл синонимов в CARUM не создавался, а сведения о принятом названии растения (которое может совпадать или не совпадать с названием в исходной публикации) хранятся в виде индексной ссылки в особом поле каждой записи в файле кариоинформации. Надо отметить, что при изменении отношений синонимии не требуется никаких манипуляций с собственно кариоданными. После соответствующего указания системе, какое название вида признается принятым, а какое отнесенным в синонимы, система автоматически обеспечивает появление в основной сводке данных под принятым видовым названием, причем информация о том, под каким названием была первоначально введена данная запись, не теряется и может быть при необходимости извлечена.

Программа CARUM обеспечивает различные функции манипулирования данными. Частью функций пользуются только разработчики базы данных: ввод названий таксонов и кариоданных, назначение и отмена синонимов, ввод литературы, внесение исправлений в файлы видов, литературы и кариоданных. Обеспечивается унификация всех номенклатурных и библиографических элементов вводимой информации, например написания фамилий авторов таксонов.

Другие функции главного меню обеспечивают потребности как пользователей, так и самих разработчиков базы. В этой части реализованы следующие функции.

1. Вывод информации, как относящейся к отдельному роду или виду, так и всей содержащейся в базе. В пределах вида (внутривидового таксона) единицы информации упорядочиваются по годам публикации, а в пределах года — по алфавиту авторов работ. Таким образом, для каждого вида легко проследить историю его кариологического изучения.

2. Вывод кариологической информации, относящейся к определенному региону. Этот запрос дает возможность получить данные о видах, хромосомные числа которых определены с заданной территории, как для более крупного района (страны), так и (если страна в базе данных подразделяется на более мелкие административные районы) для любого из этих районов. Например, можно получить всю информацию о видах, которые изучались с территории России, и можно запросить сведения, относящиеся, например, только к Краснодарскому краю или Курской обл.

3. Вывод списка видов, для которых опубликована информация о морфологии хромосом с соответствующими литературными ссылками (в настоящее время изучены кариотипы 286 видов *Umbelliferae*, относящихся к 89 родам). Нами создан дополнительный файл, в котором сведены доступные морфометрические данные по кариотипам зонтичных.

4. Вывод аналогичного списка видов, у которых обнаружены В-хромосомы (33 вида, относящиеся к 20 родам).

5. Вывод данных о сделанных в заданный период времени определениях хромосомных чисел. С помощью этой функции, в частности, можно получить

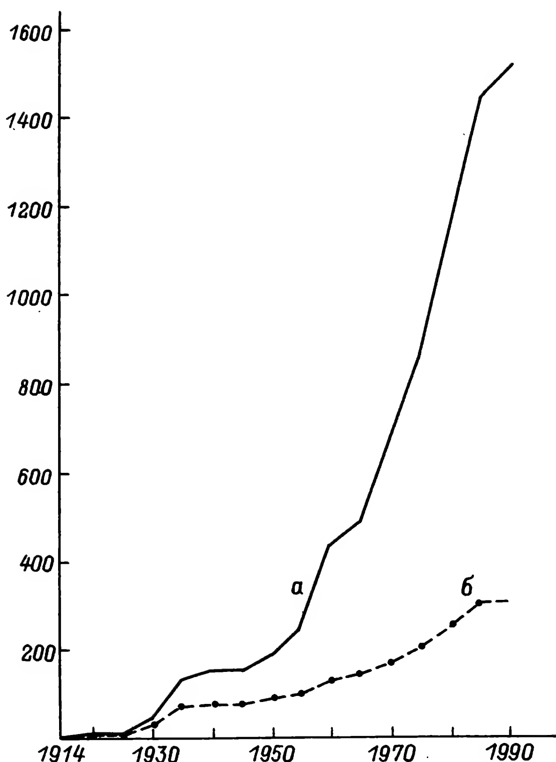


Рис. 1. Прогресс в изучении кариологии сем. *Umbelliferae*.

а — виды, *б* — роды. По оси абсцисс — временные отрезки (с интервалом в 5 лет); по оси ординат — число таксонов с известными хромосомными числами (представления об объеме и синонимии таксонов современные).

представление о том, как хронологически изменялась степень кариологической изученности семейства (рис. 1), история кариологического изучения которого началась в 1914 г., когда H. Petersen определил при эмбриологическом исследовании *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. n = 7—8.

6. Вывод распределений хромосомных чисел в пределах подсемейства, трибы, подтрибы, рода. Отнесение рода к вышестоящему таксону (по системе Друде) производится в соответствии с информацией, хранящейся в базе данных по номенклатуре родов *Umbelliferae*. В пределах рода для каждого вида также выдается список хромосомных чисел (мейотические числа приводятся к соматическим), в пределах надродового таксона — список хромосомных чисел (2n) для каждого рода и количество видов, для которых опубликованы хромосомные числа.

В таблице показано распределение хромосомных чисел *Umbelliferae* в пределах всего семейства, а также во всех 3 его подсемействах. На рис. 2 эти же данные приведены в более удобной для сравнения процентной форме. Наименьшее гаплоидное число (n = 3) известно для 2 видов из систематически далеких друг от друга родов подсем. *Apioideae* — *Sium suave* Walt. (Taylor, Taylor, 1977) и *Zosima korovinii* M. Pimen. (Ретина, Пименов, 1981). Наибольшее хромосомное число (2n > 200) опубликовано для *Hydrocotyle novae-zelandiae* DC. (Webb, Beuzenberg, 1987). Распределение основных хромосомных чисел не является регулярным, наблюдаются максимумы, связанные с x = 8 и x = 11. Помимо максимумов на диплоидном уровне (2n = 16 — 219 видов, 2n = 22 — 851 вид), существуют вторичные максимумы на полиплоидных уровнях. В целом полиплоидия отмечена у 297 видов (из 68 родов), это 19% исследованных видов. Заметно, что процент полиплоидов у *Umbelliferae* существенно ниже, чем приводящиеся в литературе цифры для цветковых растений в целом (по оценкам W. Lewis (1980) и P. Goldblatt (1980), 47—52% видов). Наша оценка методически не сопоставима с теми обобщенными оценками доли полиплоидных видов у покрытосеменных, которые получены методом, предложенным V. Grant. По этому методу все виды с n ⩾ 13 считаются полиплоидными (Grant, 1963; Грант, 1984); Goldblatt (1980) резонно заметил, что эту границу следует проводить при n = = 10. В этом случае подавляющее большинство видов *Umbelliferae* следовало бы считать полиплоидными, что может быть связано с гипотезой (никем не доказанной), что n = 11 (преобладающее хромосомное число у *Apioideae*) имеет

Распределение хромосомных чисел в сем. *Umbelliferae* и его подсемействах

n	Число видов			
	в сем. *Umbelliferae*	в подсемействах		
		Hydrocotyloideae	*Saniculoideae*	*Apioideae*
3	2	—	—	2
4	7	—	3	4
5	10	4	3	3
6	60	—	8	52
7	88	2	33	53
8	219	27	92	100
9	115	8	2	105
10	169	27	—	142
11	851	10	—	841
12	26	7	—	19
13	5	—	—	5
14	26	—	6	20
15	2	—	—	2
16	63	15	21	27
17	5	—	—	5
18	18	3	—	15
19	11	—	—	11
20	23	2	—	21
21	17	—	1	16
22	116	7	1	108
23	3	—	—	3
24	37	22	11	4
25	2	—	—	2
27	3	—	—	3
28	4	—	—	4
30	6	2	—	4
32	23	2	17	4
33	18	2	—	16
36	10	9	—	1
38	1	1	—	—
40	7	1	3	3
42	4	—	—	4
44	7	2	—	5
45	1	—	—	1
46	2	1	1	—
48	8	4	4	—
55	1	—	—	1
60	1	—	—	1
66	4	2	—	2
72	1	1	—	—
77	1	—	—	1
84	1	1	—	—
>100	1	1	—	—
Всего	1596	130	162	1304

гибридное происхождение от n = 5 и n = 6 (или n = 4 и n = 7). Приводимая нами оценка может быть названа актуальной полиплоидией. Невысокий процент актуальной полиплоидии (19%), вероятно, свидетельствует о преобладании анеуплоидных трансформаций на последних этапах кариологической эволюции *Umbelliferae* или об эволюции кариотипов на генном уровне.

В целом эволюцию хромосомных чисел в семействе можно наглядно представить в виде спиральной диаграммы (рис. 3), на которой движение по ветвям спирали соответствует анеуплоидным изменениям (нисходящим и восходящим), а движение по радиусам — полиплоидным сериям. На диаграмме также представлены некоторые возможные пути образования дибазических аллополиплоидных

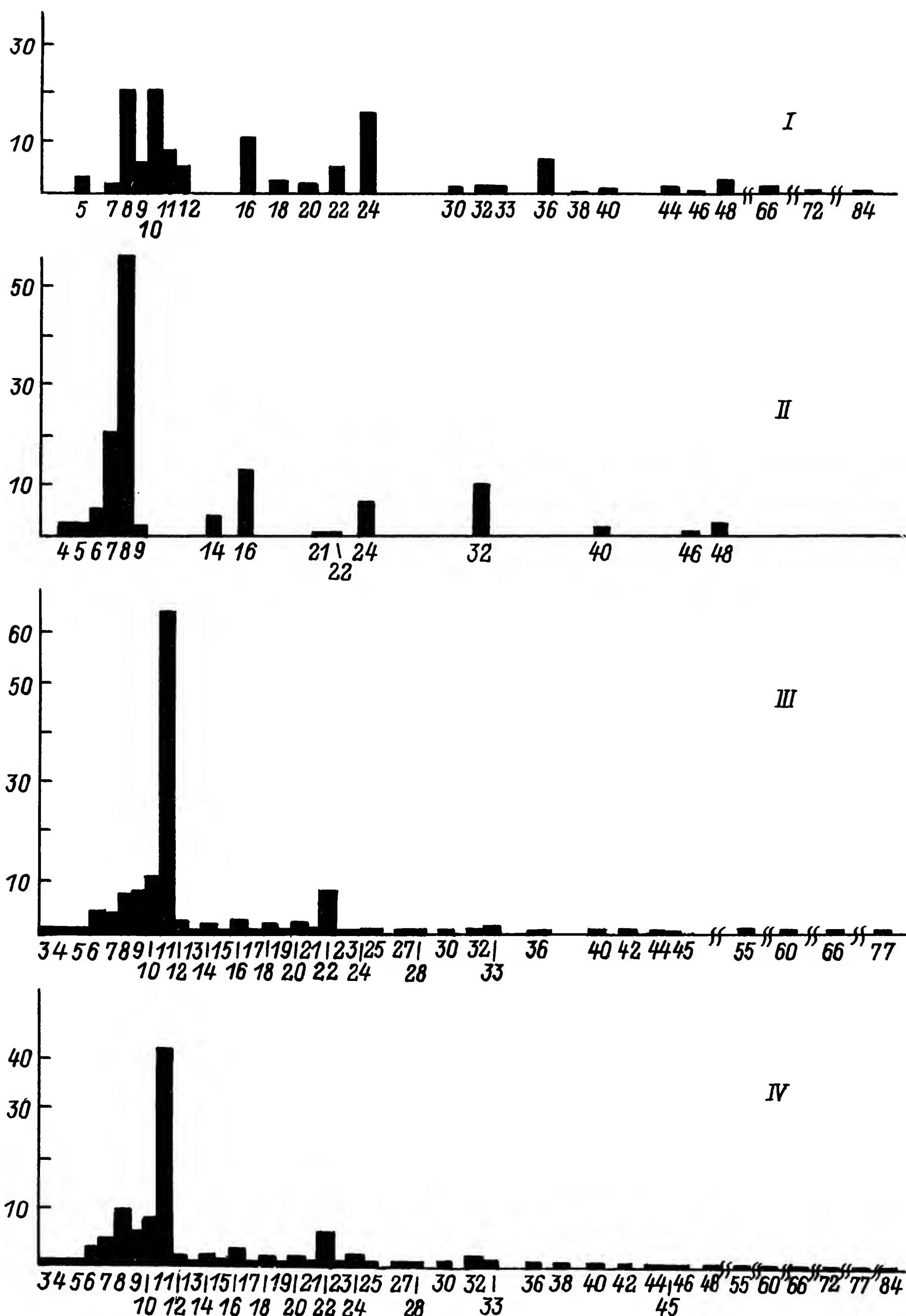


Рис. 2. Распределения хромосомных чисел в подсемействах *Hydrocotyloideae* (*I*), *Saniculoideae* (*II*), *Apioideae* (*III*) и сем. *Umbelliferae* в целом (*IV*).

По оси абсцисс — хромосомные числа, n; по оси ординат — относительное количество видов, %.

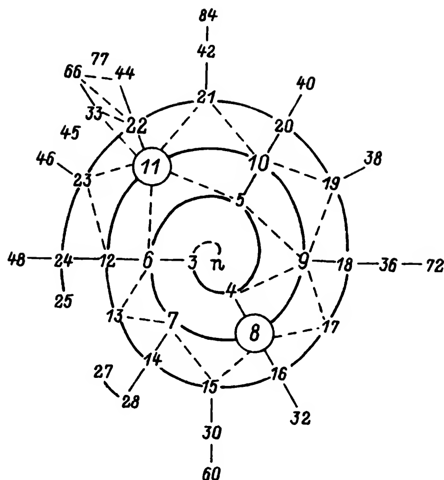


Рис. 3. Эволюция хромосомных чисел в сем. *Umbelliferae*.

хромосомных чисел. Аналогичные спиральные диаграммы созданы для всех крупных систематических подразделений семейства.

База данных CARUM, как любая информационная система, не свободна от «информационного шума», связанного, с одной стороны, с неправильными определениями исследуемых растений (особенно на ранних стадиях развития кариотаксономии, когда использовался в основном материал из ботанических садов) и, с другой стороны, с неправильным подсчетом хромосомных чисел (особенно на высоких уровнях плоидности и при наличии В-хромосом). Надо подчеркнуть, что мы не исключали из базы данных никакой опубликованной информации, сколь бы сомнительной она нам ни казалась.

Таким образом, созданная в Ботаническом саду МГУ база данных CARUM является «подвижной монографией» по кариосистематике одного из крупнейших и таксономически сложных семейств цветковых растений. До настоящего времени не создано ни одной подобной монографии в компьютерном варианте или традиционной форме. Методика и программное обеспечение, использованные при создании базы данных CARUM, могут быть использованы при составлении сводок по хромосомным числам любых растений и животных, а также при составлении региональных кариотаксономических справочников.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-21602).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Пименов М. Г., Леонов М. В.* Компьютерная база данных по номенклатуре родов *Umbelliferae* мира // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 69—77. — *Ретина Т. А., Пименов М. Г.* Наименьшее в семействе *Umbelliferae* число хромосом у *Zosima korovinii* M. Pimen. // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1626—1628. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Bell C. R., Constance L.* Chromosome numbers in *Umbelliferae*. I // Amer. J. Bot. 1957. Vol. 44. N 7. P. 565—572. — *Bell C. R., Constance L.* Chromosome numbers in *Umbelliferae*. II // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 1. P. 24—32. — *Bell C. R., Constance L.* Chromosome numbers in *Umbelliferae*. III // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 5. P. 512—520. — *Brown G. K., Gilmartin A. J.* Chromosome numbers in *Bromeliaceae* // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 5. P. 657—665. — *Cauwet-Marc A.-M.* Connaissances caryologiques actuelles sur le genre *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*): nombres chromosomiques et nombres de

base // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 4-e sér. Paris, 1979. Vol. 1. Sect. B. N 3. P. 191—211. — *Constance L., Chuang Tsan-iang.* Chromosome numbers of *Umbelliferae* (*Apiaceae*) from Africa south of the Sahara // Bot. J. Linn. Soc. 1982. Vol. 85. N 3. P. 195—208. — *Constance L., Chuang Tsan-iang, Bell C. R.* Chromosome numbers in *Umbelliferae*. IV // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 6. P. 577—587. — *Constance L., Chuang Tsang-iang, Bell C. R.* Chromosome numbers in *Umbelliferae*. V // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 5. P. 608—625. — *Goldblatt P.* Polyploidy in angiosperms: Monocotyledons // W. H. Lewis. Polyploidy. Biological Relevance. N. Y.; London: Plenum Press, 1980. P. 219—239. — *Grant V.* The origin of adaptation. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1963. — *Flowering* plants of World / Ed. by V. H. Hevwood. Oxford: Univ. Press, 1978. 336 p. — *Indices* to plant chromosome numbers. Miss. Bot. Gard., 1975—1989. — *Lewis W. H.* Polyploids in species populations // W. H. Lewis. Polyploidy. Biological Relevance. N. Y.; London: Plenum Press, 1980. P. 103—144. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. Vaduz: J. Cramer, 1974. 1241 p. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Vaduz: J. Cramer, 1975. XXIII. 598 p. — *Mabberley D. J.* The plant-book. A portable dictionary of the higher plants. Cambridge: Univ. Press, 1987. 706 p. — *Moore D. M.* Flora Europaea check-list and chromosome index. Cambridge: Univ. Press, 1982. — *Petersen H. E.* Indledende Studier over Polymorphien hos *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm. Copenhagen, 1914. 141 p. — *Stace C. A.* Plant taxonomy and biosystematics. 2 ed. London et al.: Edward Arnold, 1989. 264 p. — *Taylor R. L., Taylor S.* Chromosome numbers of vascular plants of British Columbia // Syesis. 1977. Vol. 10. P. 125—138. — *Webb C. J., Beuzenberg E. J.* Contributions to a chromosome a tlas of the New Zealand flora — corrections and additions to number 21 *Umbelliferae* (*Hydrocotyle*) // New Zeal. J. Bot. 1987. Vol. 25. P. 371—372. — *Willis J. C.* The birth and spread of plants // Boissiera. 1949. Vol. 8. P. 1—561.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Ботанический сад МГУ

Получено 16 IV 1993

УДК 502.7 : 634.22 (477 + 439.1)

В. И. Мельник

РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗАХ УКРАИНЫ И ВЕНГРИИ

V. I. MELNIK. THE RARE PLANT SPECIES IN THE FOREST CULTIVATED COENOSES OF THE UKRAINE AND HUNGARY

На основании эколого-ценотического изучения ряда редких видов флоры Украины и Венгрии установлены закономерности инвазии этих видов и функционирования их ценопопуляций в лесных культурфитоценозах. Полученные данные не подтверждают общепринятую точку зрения о тотальном выпадении из растительного покрова редких видов в связи с закладкой лесных культур. Предложено охватить флористическими, фитоценотическими и фитосозологическими исследованиями лесокультурные земли и включить наиболее ценные из них в природно-заповедный фонд.

В лесном фонде большинства стран Европы преобладают лесные культуры. При этом их площадь неуклонно возрастает. У специалистов в области охраны природы общепринятым считается мнение о том, что создание лесных культур приводит к выпадению из растительного покрова редких и исчезающих видов (Дорст, 1968; Горчаковский, Шурова, 1982; Заверуха, Андрієнко, 1989; и др.). Однако, как показали результаты наших экспедиционных исследований, проведенных в 1989—1992 гг. на территории Украины и Венгрии, это утверждение справедливо лишь по отношению к некоторым видам.

Украина и Венгрия — малолесные страны. Облесенность Украины составляет 14%. Из общей покрытой лесом площади более 50% приходится на лесные культуры, среди которых преобладают молодняки (Мельник, 1988). Облесенность

Венгрии составляет 15%, лесные культуры занимают 1/3 часть лесопокрытой площади страны (Букштынов и др., 1981).

Нашими исследованиями были охвачены лесные культуры в широком диапазоне лесорастительных условий, а также в местах, где до их закладки доминировала степная растительность. В лесных культурах были обнаружены и обследованы ценопопуляции ранневесенних эфемероидов: *Crocus heuffelianus* Herb., *Fritillaria meleagris* L., *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht., поздневесенне- и летнецветущих видов лесного широкотравья: *Dictamnus albus* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. Все исследованные виды относятся к травянистым поликарпикам. Среди них выделяются луковичные (*Fritillaria meleagris*), клубневые (*Gymnospermium odessanum*), клубнелуковичные (*Crocus heuffelianus*) геофиты, розеточные гемикриптофиты (*Goodyera repens*) и протогемикриптофиты (*Dictamnus albus*, *Epipactis atrorubens*). Все виды внесены в «красные» книги Украины и СССР (Червона ..., 1980; Красная ..., 1984), последний — в список охраняемых видов Венгрии (Csapody, 1982). В целях определения современных фитоценотических позиций отмеченных видов проведено эколого-ценотическое изучение их местообитаний и структуры ценопопуляций в лесных культурфитоценозах. В основу ценопопуляционного анализа положен учет растений различных онтогенетических состояний (Ценопопуляции ..., 1976). По возможности параллельно изучались ценопопуляции тех же видов в их первичных местообитаниях.

Приводим результаты исследований.

1. Ценопопуляция *Crocus heuffelianus* в дубовых культурах (*Quercus robur* L.) в Маковецком лесничестве Каменец-Подольского лесхоззага (окр. с. Залесцы Дунаевецкого р-на Хмельницкой обл.).

Возраст культур — около 30 лет. Под пологом дуба — подрост граба *Carpinus betulus* L. Травяной покров разреженный. В ранневесенней синузии преобладает *Crocus heuffelianus*, встречаются *Anemone ranunculoides* L., *Arum besseranum* Schott., *Corydalis cava* (L.) Schweigg., *Dentaria bulbifera* L., *Galanthus nivalis* L., *Isopyrum thalictroides* L. Данные о плотности и возрастном составе ценопопуляции *Crocus heuffelianus*, как и ценопопуляций других обследованных видов, приведены в таблице. Диаспоры *C. heuffelianus* занесены из прилежащего дубово-грабового леса.

2. Ценопопуляция *Fritillaria meleagris* в ясенево-дубовых культурах на колхозных лесных землях с. Голубивка Ружинского р-на Житомирской обл.

Возраст культур — около 40 лет. Кроме *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* L., в древостое встречаются *Tilia cordata* Mill., *Malus sylvestris* Mill., *Pyrus communis* L. В подлеске произрастает *Crataegus monogyna* Jack. Травяной покров разреженный. В нем доминируют *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria holostea* L. В ранневесенней синузии, помимо *Fritillaria meleagris*, встречаются *Isopyrum thalictroides*, *Mercurialis perennis* L., *Primula veris* L. Диаспоры *F. meleagris* занесены из прилежащего ясеневого леса.

3. Ценопопуляция *Goodyera repens* в сосновых (*Pinus sylvestris* L.) культурах в Костопольском лесничестве (окр. г. Костополя Ровенской обл.).

Возраст культур — около 60 лет. Подлесок образован *Corylus avellana* L., *Euonymus europaea* L. В травяном покрове доминирует *Oxalis acetosella* L. Диаспоры *G. repens* занесены из прилежащих елового и дубово-соснового лесов.

4. Ценопопуляция *Dictamnus albus* в культурах гледичии (*Gleditsia triacanthos* L.) на склоне оврага в окр. с. Ишасег вблизи Будапешта в Венгрии.

Численность и возрастной состав ценопопуляций редких видов в лесных культурфитоценозах

Названия растений	Номера описаний местообитаний в тексте	Лесные культуры	Численность особей на 1 м^2						
			g		*im—v*		*j*		общее число
			число	%	число	%	число	%	
Crocus heuffelianus	1	Дуба черешчатого	10	4	40	16	200	80	250
Fritillaria meleagris	2	Ясенево-дубовые	10	25	20	50	10	25	40
Goodyera repens	3	Сосновые	5	12	20	50	15	28	40
Dictamnus albus *	4	Гледичиевые	30	33	50	56	10	11	90
Gymnospermium odessanum	5а	Акациевые	90	25	70	19	200	56	360
	5б	Акациево-гледичиевые	30	13	50	21	150	76	230
Epipactis atrorubens	6	Елово-сосновые	40	10	20	20	70	70	100

Примечание. * Для *Dictamnus albus* приведена численность особей на площади 10 м^2. Возрастные состояния растений: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное.

Культуры 40-летнего возраста, заложенные на месте сведенных дубовых лесов (*Quercus pubescens* Willd.). Подлесок отсутствует. В разреженном травяном покрове, помимо *Dictamnus albus*, отмечены *Allium sphaerocephalon* L., *Brachipodium pinnatum* (L.) Beauv., *Thalictrum minus* L. Диаспоры *D. albus* сохранились со времен существования здесь естественных лесов.

5. Ценопопуляции *Gymnospermium odessanum* в Одесской обл.

5а. Лесные культуры *Robinia pseudacacia* L. на склонах балки на правом берегу Тилигульского лимана в окрестностях сел Калиновка и Каиры (Коминтерновский р-н). Возраст культур — около 40 лет. В ранневесенней синузии разреженного травяного покрова преобладает *Gymnospermium odessanum*, выявлены единичные особи *Gagea villosa* (Bieb.) Duby, *Viola odorata* L.

5б. Акациево-гледичиевые культуры 60-летнего возраста в Ановском лесу (Тарутинский р-н). В древесном ярусе, помимо *Robinia pseudacacia* и *Gleditsia tricanthos*, встречаются *Ulmus laevis* Pall., *Populus nigra* L., *Acer negundo* L. Доминант травяного покрова — *Stellaria holostea*. Среди эфемероидов преобладает *Gymnospermium odessanum*, встречаются *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna* Huds., *Gagea villosa*, *Galanthus elwesii* Hook. fil., *Scilla bifolia*. Диаспоры *G. odessanum* проникли в состав обоих лесных культурфитоценозов, очевидно, из естественных местообитаний вида на каменистых и глинистых склонах.

6. Ценопопуляция *Epipactis atrorubens* в елово-сосновых культурах 20-летнего возраста на вершине останцовой известняковой горы Красной в окр. с. Дружба Радзивиловского р-на Ровенской обл. Заложению лесных культур предшествовало террасирование степных склонов. В местах, где сняты дернины, формируются многочисленные ценопопуляции *E. atrorubens*.

В ближайших окрестностях от описанного местообитания *E. atrorubens* отсутствуют лесные массивы. Учитывая высокую семенную продуктивность вида, легкую массу его семян, способных распространяться на большие расстояния, логично допустить перенос диаспор *E. atrorubens* из удаленных лесных урочищ.

Сравним полученные данные по численности и возрастной структуре в лесных культурфитоценозах (см. таблицу) с аналогичными показателями ценопопуляций тех же видов в их первичных местообитаниях.

По данным наших исследований, в 70-летнем дубово-грабовом лесу естественного происхождения в урочище Терло, вблизи описанных выше (описание 1) культур дуба в Хмельницкой обл., на 1 $м^2$ площади приходится в среднем 500 особей *Crocus heuffelianus*, 10% из них составляют генеративные растения, 18% — виргинильные, 72% — ювенильные. Таким образом, ценопопуляция *C. heuffelianus* в лесном культурфитоценозе отличается от ценопопуляции вида в первичном лесном местообитании меньшей общей численностью особей и бо́льшим участием в возрастном спектре ювенильных растений.

Ценопопуляция *Fritillaria meleagris* в ясеневом лесу порослевого происхождения в окр. с. Голубивка Житомирской обл. отличается от расположенной вблизи ценопопуляции вида в ясенево-дубовых культурах (описание 2) большей общей численностью особей. Средняя плотность ценопопуляции — 70 особей на 1 $м^2$, из них генеративных — 10%, виргинильных и имматурных (вместе) — 45%, ювенильных — 45%.

Ценопопуляции *Goodyera repens* в естественных местообитаниях в лесах Украинского Полесья детально охарактеризованы в нашей предыдущей публикации (Мельник, 1991а). Здесь только отметим, что ценопопуляции вида в естественных еловых и дубово-сосновых сообществах в Костопольском лесничестве отличаются от расположенной вблизи ценопопуляции в сосновых культурах (описание 3) большей численностью особей.

Ценопопуляцию *Dictamnus albus* в лесном культурфитоценозе в Венгрии (описание 4) сравним с ценопопуляцией этого вида в естественном местообитании в каньоне р. Смотрич вблизи г. Каменец-Подольского на Украине. Здесь вид произрастает в сеслериево-шиверекиевом сообществе на карнизах известняковых скал. В растительном покрове, помимо *Sesleria heuflerana* Schur, *Schivereckia podolica* (Boss.) Andrz. ex DC., *Dictamnus albus*, *Iris hungarica* Waldst. et Kit., встречаются *Inula ensifolia* L., *Stipa pulcherrima* C. Koch. Эта украинская популяция значительно уступает венгерской по численности особей. На 10 $м^2$ приходится в среднем только 5—15 преимущественно генеративных растений.

В литературе (Красная ..., 1984) приведены данные по численности особей в популяциях *Gymnospermium odessanum*. Указывается, что в естественных местообитаниях вида — известняковых, каменистых и глинистых склонах — на 1 $м^2$ приходится в среднем 2—5 взрослых растений и 19 проростков; иногда в популяциях насчитывается несколько сотен особей. Результаты наших исследований показывают, что в лесных культурфитоценозах (описания 5а, 5б) на 1 $м^2$ площади приходится 230—360 особей (см. таблицу), а в популяциях насчитываются десятки и сотни тысяч особей.

По нашим наблюдениям, в лиственных и хвойных лесах Правобережной Украины, где спорадически встречается *Epipactis atrorubens*, на 1 $м^2$ можно встретить до 5 его особей. Ценопопуляция вида в лесном культурфитоценозе (описание 6) отличается значительно большей численностью (см. таблицу).

Таким образом, численность особей в ценопопуляциях *Crocus heuffelianus*, *Fritillaria meleagris*, *Goodyera repens* в лесных культурфитоценозах несколько меньше, чем в их первичных местообитаниях. Численность особей в ценопопуляциях *Dictamnus albus*, *Gymnospermium odessanum*, *Epipactis atrorubens* в культурфитоценозах значительно превосходит численность особей в ценопопуляциях этих видов в естественных фитоценозах. Можно предполагать, что в культурфитоценозах в процессе формирования новых генераций ценопопуляции первых 3 видов и далее будут количественно расти, пока не сравняются по численности особей с ценопопуляциями прилежащих коренных фитоценозов.

Поскольку межвидовая конкуренция в естественных фитоценозах значительно выше, чем в культурфитоценозах, не исключено, что ценопопуляции видов в

последних со временем могут значительно превзойти по численности ценопопуляции тех же видов в естественных фитоценозах. Этой причиной можно объяснить и значительное численное увеличение особей в ценопопуляциях *Dictamnus albus*, *Gymnospermium odessanum*, *Epipactis atrorubens* в культурфитоценозах по сравнению с естественными ценозами.

Полученные данные позволяют по-иному рассмотреть эколого-ценотические особенности видов. Так, *Dictamnus albus* находит фитоценотический оптимум в светлых лесах, но в связи с катастрофическим уменьшением площадей лесов он сохранился преимущественно в сообществах на скалах. С созданием искусственных лесов могут вторично сформироваться оптимальные условия для ценопопуляций данного вида. *Gymnospermium odessanum* считается видом, ценотически связанным со степными, каменистыми, известняковыми и глинистыми склонами (Чопик, 1978; Червона ..., 1980; Определитель ..., 1987; и др.). Однако Т. С. Гейдеман и Л. П. Николаева (1973) на основании находки этого вида в Манзырском лесу в Тарутинском р-не Одесской обл. считают его не исключительно степным по своей экологии видом, а, скорее, сильватным, ценотически связанным с ксерофитными лесами и кустарниками. Наши данные по возрастной структуре вида подтверждают эту точку зрения. Очевидно, первоначально *G. odessanum* был лесным видом. В связи со сведением плакорных и байрачных лесов на юго-западе Украины (Лесная ..., 1985) *G. odessanum* был оттеснен на склоны с выходами на поверхность горных пород. Лесные культуры стали тем экотопом, где условия для существования вида оказались оптимальными.

Что касается вида *Epipactis atrorubens*, то его интенсивная инвазия в еловососновые культуры, сформированные на степных склонах, объясняется тем, что для него, как и для других специализированных микотрофных видов, наиболее благоприятные условия создаются тогда, когда сырой гумус расположен на известняковой почве (Вальтер, 1982).

Кроме описанных видов, в лесных культурфитоценозах Украины были выявлены и другие редкие виды, анализ ценопопуляций которых нами не проводился. Это *Botrichium multifidum* (Gmel.) Rupr. в сосновых культурах в Костопольском лесничестве Ровенской обл., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch. в буковых культурах у с. Иванычи Дубновского р-на той же области, *Listera ovata* (L.) R. Br. в дубовых культурах, расположенных юго-западнее г. Хмельницкого, *Galanthus elwesii* в акациево-гледичиевых культурах в Ановском лесу у с. Аново в Тарутинском р-не Одесской обл.

Спонтанное внедрение редких видов и формирование их ценопопуляций в лесных культурах Украины были отмечены и другими исследователями. Р. И. Бурда (1991) описывает интенсивное формирование ценопопуляции *Cephalanthera longifolia* в лесных культурах знаменитого Великоанадольского леса в Донбассе. Е. Н. Кондратюк и В. М. Остапко (1990) отмечают, что в дубово-ясеневых культурах, примыкающих к байрачным лесам заказника Леонтьево-Байрачное в Донецкой обл., широко распространился *Dictamnus gymnostylis* Stev. В искусственные посадки *Cotinus coggygria* Scop., *Ulmus carpinifolia* Rupp. ex Suckow, *Fraxinus excelsior* в урочище Гришино у с. Калиновка Ворошиловградской обл. происходит экспансия *Eremurus spectabilis* Bieb. (Дидух, 1988).

В лесных культурах Венгрии, помимо отмеченного нами *Dictamnus albus*, встречаются *Crocus heuffelianus*, *C. tomasinianus* Herbert., *Eranthis niemalis* L., *Lilium bulbiferum* L. (Nemeth, Seregélyes, 1990).

Г. Вальтер (1982) указывает, что *Corallorhiza trifida* Chatel., *Listera cordata* (L.) R. Br. стали особенно многочисленными в искусственных еловых лесах известняковой области в Австрии, а в искусственные лесонасаждения Нидерландов интенсивно внедряются *Listera cordata, Goodyera repens, Linnaea borealis* L.

В соответствии с классификацией функционирования ценопопуляций редких видов растений (Заугольнова и др., 1992) рассмотренные нами виды относятся к группе короткоживущих (до 30 лет) растений с узким диапазоном биологических

потенций. Общим для всех популяций этой группы является преобладание в спектрах онтогенетических состояний молодых (*j*, *im*, *v*) возрастных групп, хорошее семенное размножение, слабая сопротивляемость конкуренции других видов. Поэтому, являясь ассектаторами на ненарушенных участках, эти виды могут быть субдоминантами при нарушениях почвенно-растительного покрова. В лесных культурфитоценозах, где межвидовая конкуренция минимальная, эти виды находят оптимальные условия для существования.

Интересно отметить, что сходные процессы наблюдаются и во вторичных антропогенно-производных лесных сообществах, где ряд редких видов находит более благоприятные условия существования по сравнению с коренными сообществами (Дидух, 1988; Мильков, Бережной, 1990).

Все это указывает на то, что формирование ценопопуляций редких видов растений в лесных культурфитоценозах и в антропогенно-производных лесных сообществах — не единичный случай, в закономерный для некоторых видов процесс, позволяющий отказаться от общепринятой точки зрения о тотальном выпадении из растительного покрова редких и исчезающих видов в связи с созданием лесных культур. В то же время следует заметить, что для ряда других редких видов замещение коренных лесных сообществ производными или лесными культурами действительно пагубно. Механизмы деградации популяций под воздействием этого фактора были раскрыты нами на примере *Daphne cneorum* L. (Мельник, 1991б).

В связи с вышеизложенным становится очевидной необходимость дифференцированного подхода к организации охраны редких и исчезающих видов в зависимости от их реакции на изменение условий существования. Целесообразно расширить сеть природно-заповедных объектов за счет лесных культурфитоценозов, в составе которых встречаются редкие и исчезающие виды, и разработать режим их охраны. Необходимо охватить полевыми флористическими и фитосозологическими исследованиями весь лесокультурный фонд.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Леса. М.: Мысль, 1981. 316 с. — *Бурда Р. И.* Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наукова думка, 1991. 168 с. — *Вальтер Г.* Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 216 с. — *Гейдеман Т. С., Николаева Л. П.* О новом местонахождении редкого вида *Leontice odessana* Fisch. (сем. Барбарисовых) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1973. № 1. С. 79—80. — *Горчаковский П. Л., Шурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с. — *Дидух Я. П.* Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории оттеснения реликтов // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1686—1698. — *Дорст Ж.* До того, как умрет природа. М.: Прогресс, 1968. 415 с. — *Заверуха Б. В., Андрiєнко Т. Л.* Науковi принципи створення другого видання «Червоної книги Української РСР» // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 6. С. 77—81. — *Заугольнова Л. Б., Никитина С. В., Денисова Л. В.* Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80—91. — *Кондратюк Е. Н., Остапко В. М.* Редкие, эндемичные и реликтовые растения юго-востока Украины в природе и культуре. Киев: Наукова думка, 1990. 151 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. 2-е изд. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с. — *Лесная* энциклопедия. Т. 1. М.: Сов. энциклопедия, 1985. 456 с. — *Мельник В. И.* Охрана генофонда реликтовых видов дендрофлоры лесов равнинной части Украины // Десятый конгресс дендрологов «Современное состояние общего исследования естественной дендрофлоры с особым учетом сохранения ее генофонда». София, 1988. С. 268—271. — *Мельник В. И.. Goodyera repens* (*Orchidaceae*) на Украине // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 10. С. 1402—1408. — *Мельник В. И.* Волчеягодник боровой — реликт европейской флоры // Природа. 1991б. № 9. С. 49—51. — *Мильков Ф. Н., Бережной А. В.* Волчеягодник Софии на юге Среднерусской возвышенности // Географические аспекты охраны природы. Воронеж: Изд-во Воронежск. гос. ун-та, 1990. С. 53—65. — *Определитель* высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. 448 с. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и струк-

тура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наукова думка, 1980. 503 с. — *Чопик В. И.* Редкие и исчезающие растения Украины. Киев: Наукова думка, 1978. 212 с. — *Csapody I.* Védett növényeink. Budapest; Gondolat, 1982. 350 s. — *Németh F., Seregélyes T.* Save the wild flowers. Budapest, 1990. 127 p.

Центральный ботанический сад
им. Н. Н. Гришко АН Украины
Киев

Получено 15 XII 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.628.2

И. А. Ильинская

ALFAROPSIS — НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *JUGLANDACEAE*

I. A. ILJINSKAYA. *ALFAROPSIS*, A NEW GENUS OF THE *JUGLANDACEAE*

Новый монотипный род *Alfaropsis* из Юго-Восточной Азии представляет собой особую ветвь развития в подсем. *Engelhardioideae*, параллельную центральноамериканскому роду *Alfaroa*.

В подсем. *Engelhardioideae* различаются 2 типа общего плана строения плода: 1) плод до половины или до верхушки срастается с основаниями прицветника и прицветничков, причем свободная часть прицветника образует крупное 3-лопастное заднее крыло, а прицветничков — короткое переднее крыло; 2) прицветнички отсутствуют или рудиментарные, плод только прикреплен, но не срастается с 3-лопастным прицветником, который представляет собой маленькую 3-лопастную чешую или крупное 3-лопастное заднее крыло. 1-й тип строения плода имеют род *Engelhardia* Lesch. ex Blume с 4—8 видами, распространенными в Юго-Восточной Азии, и род *Oreomunnea* Oerst с 2—3 видами — в Центральной Америке.

Роды *Engelhardia* и *Oreomunnea* различаются между собой по жилкованию заднего крыла у плодов, а также целым комплексом признаков: листорасположением, положением соцветия, формой цветоложа у тычиночных цветков, опушением пыльников, типом строения пыльцевых зерен, формой рыльца и длиной столбика, опушением плодов, положением семядолей, типом прорастания плодов и другими признаками (Ильинская, 1990 : 794). 2-й тип общего плана строения плода имеет род *Alfaroa* Standl. с 7—8 видами секции *Alfaroa*, распространенными в Центральной Америке, и с 1 видом секции *Psilocarpeae* Nagel emend. Loroy — в Юго-Восточной Азии. Этот вид *Alfaroa roxburghiana* (Wall.) Iljinskaja был переведен мной (Ильинская, 1990) из рода *Engelhardia* в род *Alfaroa* на основе сходства общего плана строения плода, лежащего в основе выделения родов в сем. *Juglandaceae*, а также по целому комплексу признаков, общих с признаками *Alfaroa*: вечнозеленые листья, терминальные соцветия, присутствие андрогинной метелки, округлое цветоложе у тычиночных цветков, голые пыльники, толстая нексина и почти щелевидные поровые отверстия у пыльцевых зерен, каринальное головчатое рыльце. По всем перечисленным признакам этот вид отличается от остальных видов рода *Engelhardia*, к которому он был первоначально отнесен. Однако при этом *Alfaroa roxburghiana* обладает несколькими признаками (общими с родом *Engelhardia*), отличающими его от секции *Alfaroa* рода *Alfaroa*: наличие крупных ромбических кристаллов в паренхиме листа, 4-гнездное основание плода (у *Engelhardia* оно 2- или 4-гнездное, а у секции *Alfaroa* 8-гнездное) и семядоли, свернутые в клубок. Кроме того, *A. roxburghiana* обладает целым рядом только ему присущих признаков, отличающих его и от секции *Alfaroa* рода *Alfaroa*, и от рода *Engelhardia*. Так, он обладает только ему присущим типом пыльцевых зерен, тогда как секция *Alfaroa* рода *Alfaroa* вместе с родом *Oreomunnea* обладают

другим типом пыльцевых зерен; и еще иной тип пыльцевых зерен характеризует род *Engelhardia* (Stone, Broome, 1975). Эти 3 типа пыльцевых зерен были обозначены ранее D. Whitehead (1965), однако к Engelhardia-типу им были отнесены только *E. spicata* Lesch. ex Blume, *E. apoensis* Elmar ex Nage, *E. parvifolia* C. DC., *E. colebrookiana* Lindl. ex Wall., тогда как *E. nudiflora* Hook. и *E. serrata* var. *cambodica* Mann. были отнесены к типу *E. pterocarpa* (=*Oreomunnea pterocarpa*) и *Alfaroa* s. str. Существенным отличием *A. roxburghiana* от видов секции *Alfaroa* рода *Alfaroa* является и то, что прицветник при плоде остается в виде маленькой чешуи только у *A. roxburghiana* f. *brevialata* Mann. (Ильинская, 1990: табл., рис. 4—6), тогда как обычно он разрастается в крупное заднее крыло, а переднее крыло отсутствует (табл. I, *1—4*, *6*), или иногда на его месте бывает развита узкая оторочка (Dilcher et al., 1976: fig. 15) или изредка она довольно широкая, но при этом расположена в одной плоскости с задним крылом (Ильинская, 1990: табл., рис. 3). Секция *Alfaroa* рода *Alfaroa* очень близка к роду *Oreomunnea*, но отличается от него по общему плану строения плода (Ильинская, 1990 : 794), поэтому чрезвычайно важно, что у *Alfaroa roxburghiana* переднее крыло отсутствует, а его рудименты, если они есть, расположены иначе по отношению к заднему крылу, чем у *Oreomunnea*, и, что еще более важно, жилкование заднего крыла у этого вида совершенно отличается от такового у *Oreomunnea*. С *Oreomunnea* общими признаками у *Alfaroa roxburghiana* является большое число жилок, отходящих в заднее крыло от основания плода, — 10 и более (табл. I, *1—4*, *6*; II, *1*; Dilcher et al., 1976: fig. 1, 4, 6), и то, что в каждую лопасть, кроме главной жилки, входит еще пара жилок, проходящих по бокам главной. Однако у *A. roxburghiana* они тонкие и в основании составляют с главной угол около 10—15°, а в верхней части отклоняются к краю и на высоте 1/3 или 2/5 от общей длины крыла истончаются или же соединяются петлей с нижней вторичной жилкой, при этом часто наблюдается асимметрия: одна базальная жилка более короткая и истончается у края, а другая более длинная и заканчивается дуговидным анастомозом с нижней вторичной жилкой (табл. I, *2*, *5*). Реже базальные жилки более короткие, но тогда их основание прижато к главной жилке (табл. I, *3*, *4*), при этом выше базальных жилок отходят 1—2 вторичные жилки, параллельные базальным, и только следующие вторичные жилки составляют с главной жилкой угол более 20° (табл. I, *3*). В верхней части средней лопасти вторичные жилки развернуты друг относительно друга примерно под прямым углом и заканчиваются короткими арками, отделенными от края лопасти рядами крупных и мелких петель (табл. I, *2*, *5*). Иногда вторичные жилки в верхней половине средней лопасти развернуты менее чем на 90°, тогда они образуют длинные арки, сливающиеся в извилистую линию, параллельную краю листа (табл. I, *3*), напоминая *Oreomunnea* (табл. I, *3*; II, *1*; Dilcher et al., 1976: fig. 4). У *Oreomunnea* в отличие от *Alfaroa roxburghiana* базальные жилки тоньше главной всего в 2 раза или почти равны ей, проходят параллельно ей и поднимаются до середины или 3/4 длины крыла и даже выше, соединяясь с главной жилкой коленчатыми или прямыми анастомозами, а выше вторичные жилки образуют вытянутые петли (табл. II, *1*; Dilcher et al., 1976: fig. 4—6; Manchester, 1987: fig. 23H, J).

Иное жилкование заднего крыла присуще *Engelhardia*: от основания плода в заднее крыло входят всего 3—5 жилок. У *E. spicata* Lesch. ex Blume и *E. colebookiana* Lindl. ex Wall. между средней и боковыми главными жилками имеется пара более тонких коротких дивергирующих жилок, разветвления которых аркообразно соединяются с главными жилками, давая прямые ответвления, параллельные нижней вторичной жилке, которая составляет с главной жилкой угол около 45°, а следующие вторичные жилки отходят под бо́льшим углом, и в верхней трети средней лопасти они развернуты на 170° (табл. III, *4—6*; Dilcher et al., 1976: fig. 2). Иногда у форм с крупным крылом одна или обе базальные жилки проходят параллельно главной до 1/3 ее длины и, предварительно истон-

чаясь, соединяются петлей с нижней вторичной жилкой, которая составляет с главной угол 45° (табл. III, *5*). В этом случае в верхушке лопасти вторичные жилки развернуты на 160—170°, а их дуги отделены от края рядом крупных и мелких петель. Обычно же у *E. spicata* дуги вторичных жилок отделены от края лопасти 1 рядом мелких петель (Dilcher et al., 1976: fig. 3).

У *E. apoensis* Elmer ex Nagal лопасти заднего крыла от основания имеют типичное перистое жилкование: от толстых главных жилок отходят тонкие вторичные жилки под углом 80—60° в средней лопасти и под меньшим — в боковых лопастях и дугообразно загибаются у края лопасти (табл. I, *7*; Manchester, 1987: fig. 23C). Такое же жилкование заднего крыла наблюдается у *E. serrata* Blume, *E. parvifolia* C. DC. и *E. nudiflora* Hook.

Установленные 3 типа жилкования заднего крыла плода в подсем. *Engelhardioideae* коррелируют с 3 особыми типами пыльцевых зерен. То, что *Alfaroa roxburghiana* обладает особыми типами пыльцевых зерен и жилкования заднего крыла плода в сочетании с перечисленными выше, только ему присущими признаками, свидетельствует о его родовой самостоятельности. Для того чтобы отметить близость этого рода к *Alfaroa*, ему дается название *Alfaropsis*.

Alfaropsis iljinskaja gen. nov.

Листья вечнозеленые, очередные, парноперистые, листочки цельнокрайные, на черешочках до 1 см дл. Соцветия терминальные, встречаются андрогинные метелки. Тычиночные цветки актиноморфные, пыльники голые, пыльцевые зерна мелкие, 14—15 (12—17) мкм в диам., 3-поровые, поровые отверстия щелевидные, некзина толстая. Пестичные цветки на цветоножках, до 0.7 см дл., прицветник 3-лопастный, прицветнички отсутствуют или рудиментарные, столбик отсутствует, рыльце сидячее, каринальное, разделенное на 2 коротких рукава, головчатое. Плод мелкий, до 0.5 см в диам., шаровидный, с засохшими листочками околоцветника и рыльцем на верхушке, 4-гнездный в основании, с семядолями, свернутыми в клубок. Плод прикреплен к заднему 3-лопастному крылу, переднее крыло отсутствует. От места прикрепления плода в крыло отходят 10 и более жилок: в каждую лопасть, кроме главной жилки, входит пара тонких базальных жилок, проходящих под очень острым углом к главной, отклоняющихся к краю лопасти и достигающих 1/3 или 2/5 длины крыла. Плоды и листья без волосков, с частыми щитовидными железками.

Тип рода: **Alfaropsis roxburghiana (Wall.) Iljinskaja comb. nov.** = *Engelhardia roxburghiana* Wall. 1831, Plantae asiaticae rariores, 11 : 85, tab. 199. Синонимы: *Engelhardia chrysolepis* Hance, *E. wallichiana* Lindl. ex C. DC. и *Alfaroa roxburghiana* (Wall.) Iljinskaja.

Род монотипный.

Юго-Восточная Азия, Центральный Китай, Индия, а по данным W. Manning (1978) и Пакистан.

Folia sempervirens, paripinnata, foliola sat longe petiolata integerrima. Inflorescentia terminalia, paniculae androginae adsunt. Floris masculini regulares, antherae glabrae, grana pollinis minutissimae 14—15 (12—17) μm in diametro, 3-porosa, aperturae rima. Floris feminei longe pedicellata (0.7 cm), bractea trilobata, bracteolae nulla esse vel rudimentaria, stylus nullus, stygma sessile, bipartitum, carinale, capitata. Fructus longipedicellatus (pedicellus ad 0.7 cm longus) ad 0.5 cm in diametro, globosus cum periantiphyllum et stygma in vertice, basi quadriloculares ala postica trilobata, affixa cotyledones spiraliter convolutae; ala anticus nulla; ad locus insertionis 10 et ultra nervis abeo: 3 nervi primarii et 3 pari nervi basali tenui quae angulo acuto (10—15°) cum nervi primarii componentis at in 1/3 vel 2/5 alae longi ad lobi margo declinatis. Fructi et folia sine pili sed cum glandulae peltatis

crebris tecti. Genus monotypicum, species 1 — *A. roxburghiana* (Wall.) Iljinskaja comb. nov.

Род *Alfaropsis* наиболее близок к роду *Alfaroa*, от которого отличается иным типом пыльцевых зерен, отсутствием столбика, крупным 3-лопастным крылом у плода, 4-гнездным основанием последнего, семядолями, свернутыми в клубок, надземным прорастанием и присутствием крупных ромбических кристаллов в листовой паренхиме. Он сходен с родом *Engelhardia*, имеющим совпадающую область распространения, тогда как род *Alfaroa* чрезвычайно близок ко второму центральноамериканскому роду *Oreomunnea* и отличается от последнего только другим общим планом строения плода (Ильинская, 1990 : 794).

D. Whitehead (1965: fig. 110), а также E. Stone и R. Broome (1975: fig. 14) поставили *Engelhardia roxburghiana* по строению пыльцы в основу филогенетического древа *Juglandaceae*. По обеим схемам пыльца *E. roxburghiana* является исходной для пыльцы *Platycarya*, и, таким образом, *Alfaropsis* является связующим звеном между подсемействами *Engelhardioideae* и *Platycaryoideae*. Кроме того, по типу и ультраструктуре пыльцевых зерен *Alfaropsis* обнаруживает большое сходство с сем. *Rhoipteleaceae* (Stone, Broome, 1971), чем подтверждается родственная близость между семействами *Juglandaceae* и *Rhoipteleaceae*.

Палеоботанические данные по роду *Alfaropsis* пока ограничены видом **Alfaropsis koreanica (Oishi) Iljinskaja comb. nov.** = *Engelhardia koreanica* Oishi, 1936, J. Geol. Soc. Japan, 43 : 58, textfig. 1—3, установленным по отпечаткам крыла из верхнего олигоцена Северной Кореи, миоцена Хоккайдо и Хонсю и нижнего миоцена Приморья. Лектотип *A. koreanica* (табл. II, *2*) чрезвычайно близок к *A. roxburghiana*, но отличается от него вторичными жилками в верхушке средней лопасти, развернутыми на 170°, и их дугами, проходящими у края лопасти. У отпечатков из Приморья базальные жилки поднимаются почти в 2 раза выше, чем у лектотипа, а вторичные жилки в верхушке средней лопасти более редкие и могут проходить, как у лектотипа, или же быть развернутыми всего на 90 и даже на 80°, в последнем случае их дуги отделены от края лопасти рядом крупных петель.

Мне представляется необоснованным предложенное S. Manchester (1987) изменение объема рода *Paleocarya*, к которому он отнес все крылатые ископаемые плоды подсем. *Engelhardioideae*. Существование в подсемействе 3 типов жилкования заднего крыла и отсутствие переднего крыла у *Alfaropsis* являются достаточным основанием для разработки родовой систематики ископаемых подсем. *Engelhardioideae*. Я сохраняю за родом *Paleocarya* объем, очерченный автором рода G. Saporta (1873) и позже принятый H. Jähnichen с соавт. (1984): плоды с сохраняющимся длинным столбиком и перистым рыльцем и имеющие переднее и заднее крылья с жилкованием, близким к таковому у *Oreomunnea*, нижняя часть плода сросшаяся с основанием крыла. При обилии ископаемых остатков плодов *Alfaropsis* — в Корее даже выделяются энгельгардиевые слои — удивляет отсутствие ископаемых остатков листьев. Вероятно, это является следствием того, что палеоботаникам не известны листья современного *Alfaropsis roxburghiana*. Он имеет почти симметричные листочки на длинных черешочках (табл. III, *1*, *2*), которые в ископаемом состоянии могут приниматься за листья. Листочки могут быть продолговатые, с короткими многочисленными жилками (табл. III, *2*), и овальные, с немногочисленными высоко поднимающимися дуговидными жилками (табл. III, *1*; Manchester, 1987: fig. 19C), что не встречается у остальных родов *Juglandaceae*. Пересмотр ископаемого материала и разработка родовой систематики ископаемых представителей подсем. *Engelhardioideae*, основанные на новых представлениях о морфологии его современных родов, могут пролить свет на геологическую историю подсемейства и его филогению.

В заключение приношу свою искреннюю благодарность д-ру Златко Квачеку за высказанную им идею о возможной родовой самостоятельности *Alfaroa roxburghiana*.

Работа выполнена при содействии Международного научного Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильинская И. А. К систематике и филогении семейства *Juglandaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 792—803. — *De Candolle C. Engelhardtia Oreomunnea* C. DC. une espece remarquable du Costa-Rica // Bull. Soc. Bot. Genève. 1914. Ser. 2. Vol. 6. P. 165—170. — *Dilcher D. L., Frank W., Potter Jr., Crepet W. L.* Investigations of Angiosperms from the Eocene of North America: Juglandaceous winged fruits // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 5. P. 532—544. — *Jähnichen H. W., Friederick L., Takäč M. Engelhardioideae* leaves and fruits from the European Tertiary. Pt II // Tertiary research. 1984. Vol. 6. P. 109—134. — *Manchester S. R.* The fossil history of the *Juglandaceae* // Monogr. syst. bot. Miss. Bot. Gard. 1987. Vol. 21. P. 1—137. — *Manning W. E.* The classification within the *Juglandaceae* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1978. Vol. 65. N 4. P. 1058—1087. — *Saporta G.* Etudes sur la vegetation du Sud-est de la France a l'epoque Tertiare. Suppl. I. Revision de flore des gypses d'Aix // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 5. 1873. Vol. 18. P. 81—244. — *Stone D. E., Broome C. R.* Pollen ultrastructure: evidence for relationship of the *Juglandaceae* and *Rhoipteleaceae* // Pollen and Spores. 1971. Vol. 13. P. 5—14. — *Stone D. E., Broome C. R. Juglandaceae* A. Rich. ex Kunth // World Pollen and Spore Flora. 1975. Vol. 4. P. 1—35. — *Tanai T., Uemura K. Engelhardia* fruits from Tertiary of Japan // J. Fac. Sci. Hokkido Imp. Univ. Sér. 4. 1983. Vol. 20. N 2-3. P. 249—260. — *Whitehead D. R.* Pollen morphology in the *Juglandaceae*. II. Survey of the family // J. Arnold Arbor. 1965. Vol. 46. N 4. P. 369—410.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 V 1993

SUMMARY

A new monotypic genus *Alfaropsis* (*Juglandaceae*) with a species *A. roxburghiana* distributed in South-East Asia is described. It is characterized by special pollen-type which is the most primitive in the family and by the special type of fruits with wing venation. *Alfaropsis* is closely related to the genus *Alfaroa* of Central America.

УДК 582.542.1(-924.72/.76)

Н. Н. Цвелев

ЗАМЕТКИ О ЗЛАКАХ (*POACEAE*) КАВКАЗА

N. N. TSVELEV. SOME NOTES ON THE GRASSES (*POACEAE*) OF THE CAUCASUS

В результате обработки злаков (*Poaceae*) для «Конспекта флоры Кавказа» установлено, что на Кавказе встречаются 622 вида и 24 подвида злаков из 150 родов. 500 видов могут быть приняты за естественно обитающие на Кавказе (туземные, или аборигенные), и 122 (около 20%) являются иноземными, или антропохорными, которые в свою очередь делятся на культивируемые (72 вида) и адвентивные (50 видов). 70 видов злаков эндемичны для Кавказа, причем 45 из них приурочены к Большому Кавказу. В 50 заметках приводятся описания 3 новых видов (*Avena malzevii* Tzvel., *Calamagrostis dmitrievae* Tzvel. и *Achnatherum ordubadense* Tzvel.) и нескольких новых таксонов других рангов, новые номенклатурные комбинации и наиболее интересные находки.

В настоящее время нами закончена обработка злаков (*Poaceae*) для «Конспекта флоры Кавказа» (об этом издании см.: Меницкий, 1991). Некоторые наиболее существенные результаты этой работы (описания новых таксонов, новые номенклатурные комбинации и наиболее интересные находки) представлены далее в виде 50 заметок. Большую помощь при обработке оказали сводки по злакам

Ирана и Турции (Bor, 1970; Flora ..., 1985), а также последние региональные обработки злаков А. И. Галушко (1978), А. А. Колаковского (1986), А. А. Дмитриевой (1990) и С. Г. Мусаева (1991). В отношении рода *Stipa* L. и близких родов много нового внесла работа H. Freitag (1985), а в отношении рода *Festuca* L. — работа Е. Б. Алексеева (1980). Кроме того, нами учтены все номенклатурные изменения, приведенные в капитальных сводках С. К. Черепанова (1973, 1981) по флоре бывшего СССР.

По нашим данным, на Кавказе представлено 622 вида злаков из 150 родов. Если к ним добавить еще 58 таксонов подвидового ранга, то общее число таксонов обоих рангов во флоре Кавказа достигнет 680. Хотя концепция подвида очень уязвима в теоретическом отношении из-за отсутствия объективных критериев для их выделения, ранг подвидов продолжают использовать многие авторы для таксонов, морфологически слабо отличающихся друг от друга и связанных переходами при наличии заметной эколого-географической обособленности. Таким, конечно, очень субъективным критерием пользовались и мы при выделении подвидов у злаков Кавказа. Следует отметить, что подвиды далеко не всегда являются результатом еще не завершившейся дивергенции, они могут быть также результатом вторичного «смешения» путем интрогрессивной гибридизации нескольких, ранее вполне обособленных таксонов видового ранга.

Во флоре Кавказа злаки по числу видов занимают третье место после сложноцветных (*Asteraceae*) и бобовых (*Fabaceae*), хотя по роли в фитоценозах они значительно опережают оба последних семейства. О соотношении между злаками и другими семействами флоры Кавказа можно судить по последней сводке А. А. Гроссгейма (1949), в которой принята концепция монотипных видов. Злаки (456 видов) занимают здесь третье место после сложноцветных (845 видов) и бобовых (607 видов), а за ними следуют семейства крестоцветных (*Brassicaceae*) — 333 вида и зонтичных (*Apiaceae*) — 308 видов. Такое соотношение характерно для южных умеренных флор, занимающих более или менее аридные территории. В северных умеренных флорах Евразии злаки обычно выходят на второе место, а во многих арктических флорах — даже на первое. Так, по нашим данным, во флоре Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) за сложноцветными (386 видов) следуют злаки (180), а затем розоцветные (130), крестоцветные (113) и бобовые (112 видов). Большое количество сложноцветных объясняется здесь обилием «микровидов» в пределах родов *Hieracium* L. s. l. и *Taraxacum* Wigg., а крестоцветных — большим количеством адвентивных видов.

Очень важным является, на наш взгляд, деление злаков Кавказа на произрастающие здесь естественно (туземные, или аборигенные) и иноземные, или антропохорные, распространяемые человеком. Последние часто называют синантропными, однако к синантропным (сопутствующим человеку) видам принадлежат и многие туземные растения, например *Poa annua* L., *Urtica dioica* L., *Polygonum aviculare* L. s. l., *Plantago major* L. и др. Иноземные виды делятся в свою очередь на 2 группы — виды, намеренно распространяемые человеком (культивируемые или интродуцированные), и виды, распространяемые человеком не намеренно (заносные или адвентивные). Мы считаем все антропохорные виды неотъемлемой частью любой флоры, поскольку воздействие человека на природу в последние столетия стало важнейшим фактором, определяющим не только состав каждой конкретной флоры, но и ее изменения в будущем (Цвелев, 1988 : 11, 157). Если число туземных видов, как и их популяций и особей, имеет явную тенденцию к уменьшению за счет вымирания под воздействием человека, то количество культивируемых, интродуцируемых и заносных видов, как и их популяций и особей, все увеличивается.

Во флоре злаков Кавказа на 500 туземных видов приходится 122 иноземных (в том числе 72 культивируемых или интродуцированных и 50 адвентивных), которые составляют около 20% от общего числа видов злаков. Отношение между

числами туземных и иноземных видов, которое в данном случае равно 4, может быть принято за один из показателей синантропизации («окультуривания») данной флоры, хотя, конечно, в таких больших по площади и горных странах, как Кавказ, антропогенное воздействие на флору отдельных районов очень различно, причем флоры равнинных районов значительно больше подвержены антропогенному воздействию, чем флоры горных и особенно высокогорных районов. Конечно, границы между всеми 3 группами видов (туземными, культивируемыми и адвентивными) достаточно неопределенны. Ведь среди туземных видов, вероятно, имеется немало в прошлом занесенных или культивировавшихся, а некоторые культивируемые или интродуцированные виды легко становятся также и адвентивными.

Мы не имеем возможности провести здесь даже краткий анализ флоры злаков Кавказа и потому остановимся лишь на некоторых вопросах. Наиболее интересным из них является вопрос об эндемизме, так как количество эндемиков лучше других показателей характеризует своеобразие любой конкретной флоры, если под конкретной флорой понимать не локальную флору, а флору любой по площади конкретной территории (Цвелев, 1988 : 150). На Кавказе имеется, по нашим данным, 70 эндемичных видов злаков, что составляет 14% от 500 туземных видов этого семейства. Это, несомненно, очень высокий процент, особенно если учитывать обычное отсутствие узких эндемиков у злаков. Больше половины (45 злаков-эндемиков) приурочено к Большому Кавказу, что вполне понятно с учетом его геологической истории. Среди них имеются такие обособленные виды, как *Melica minor* Hack., *Hyalopoa lakia* (Woronow) Tzvel., *Poa caucasica* Trin. и *P. primae* Tzvel., а в низкогорных районах Дагестана — также *Psathyrostachys daghestanica* (Alexeenko) Nevski и *P. rupestris* (Alexeenko) Nevski.

Еще 6 видов (*Calamagrostis caucasica* Trin., *Poa seredinii* Galkin и др.) встречаются как на Большом, так и на Малом Кавказе, однако обособленность их невелика. Среди эндемиков Малого Кавказа (их 6), Нахичевани (4), Талыша (2) и Аджарии (2) имеются и такие обособленные виды, как *Zingeria kochii* (Mez) Tzvel., однако нет уверенности в том, что они не будут найдены в прилежащих районах Турции и Ирана. Своеобразную группу эндемиков составляют 5 эндемичных видов пшеницы (*Triticum karamyschevii* Nevski, *T. macha* Decapr. et Menabde и др.), очевидно, возникших в культуре, но в настоящее время встречающихся лишь как примесь в посевах более урожайных видов пшеницы.

Дискуссионным является объяснение присутствия в горах Большого Кавказа ряда арктоальпийских видов злаков: *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *Poa alpina* L., *P. glauca* Vahl, *Phleum alpinum* L. и некоторых таежных злаков: *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Agrostis clavata* Trin., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski. Если для последних более вероятным кажется проникновение их на Кавказ с северо-востока во время плейстоцена, то объяснить появление здесь арктоальпийских видов путем миграций с севера довольно трудно. Более вероятно, что процесс формирования их шел одновременно и параллельно во время роста Кавказских гор и других гор альпийского орогенеза из каких-то прежде широко распространенных предковых видов (политопная монофилия), а на равнины в пределах Арктики они спустились с гор не ранее плиоцена и затем распространились циркумполярно (Цвелев, 1976). С этой точки зрения арктоальпийские виды Кавказа подобно злакам-эндемикам можно считать автохтонным элементом флоры Кавказа.

Значительное сходство высокогорной флоры западной и центральной частей Большого Кавказа с Понтийскими горами Турции (такой разрыв в ареале имеют *Festuca djimilensis* Boiss. et Bal., *Hyalopoa pontica* (Bal.) Tzvel., *Alopecurus laguroides* Bal., *A. ponticus* C. Koch и др.) мы склонны объяснять на основе принимаемой нами гипотезы расширяющейся Земли (Цвелев, 1969). Во время существования мелководного эпиконтинентального Тетиса Главный Кавказский хр.

своей западной частью смыкался с Понтийскими горами Турции и с Крымскими горами, имея общую с ними флору. Затем в ходе формирования межконтинентальной впадины Черного моря с океанической земной корой Крым сместился на север от Понтийских гор, как и западная часть Кавказского хр., а восточная суженная часть этой впадины была заполнена продуктами разрушения гор Большого и Малого Кавказа и стала Колхидской низменностью. Значительная часть эпиконтинентального Тетиса в это время пересохла, так как ее воды заполнили вновь образовавшиеся межконтинентальные впадины Средиземного и Черного морей. Массовой гибелью населявших Тетис в это время организмов можно объяснять как значительную бедность морской фауны Черного моря, так и образование в его глубинах мощного слоя, насыщенного сероводородом.

Средиземноморский элемент флоры злаков Кавказа представлен главным образом однолетниками — эфемерами, особенно многочисленными на песчаных и каменистых побережьях Черного и Каспийского морей. Вполне возможно, что некоторые из них являются археофитами, занесенными сюда из Италии или Греции уже в историческое время. Менее вероятен занос многолетних средиземноморских злаков, хотя среди них имеются виды, кавказские местонахождения которых далеко оторваны от их основного ареала в Южной Европе. Таковы, например, *Deschampsia media* (Gouan) Roem. et Schult. и *Danthoniastrum compactum* (Boiss. et Heldr.) Holub, из которых первый известен на Кавказе только в окр. г. Новороссийска, а второй — на Гагринском и Бзыбском хребтах Абхазии.

Если Черное море является относительно молодым новообразованием, то Каспийское море может быть принято за несколько видоизмененный остаток Тетиса, унаследовавший от него богатейшую и оригинальную фауну моллюсков (Старобогатов, 1970). Поэтому не случайно на Прикаспийских песках Апшеронского п-ова, а в меньшей степени и к югу от него сохранилось много древнейших видов с бывшего побережья Тетиса. Из злаков к таким видам принадлежат *Stipa pellita* (Trin. et Rupr.) Tzvel. и однолетние эфемеры: *Trisetaria linearis* Forssk., *Ammochloa palaestina* Boiss., *Anisantha diandra* (Roth) Tutin, *Avena bruhnsiana* Gruner, *Cutandia dichotoma* (Forssk.) Trab., *Monerma cylindrica* (Willd.) Coss. et Durieu, *Stipa capensis* Thunb., *Corynephorus divaricatus* (Pourr.) Breistr., имеющие здесь далеко оторванные от основного ареала местонахождения. Не случайно близ побережья Каспийского моря сохранились и первичные диплоидные расы сложных видовых комплексов *Milium vernale* Bieb. s. l. и *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. s. l.: *Milium alexeenkoi* (Tzvel.) Tzvel. (2n = 14) и *Catabrosa pseudairodes* (Herrm.) Tzvel. (2n = 10).

1. *Fargesia nitida* (Mitf. ex Stapf) Keng f. et Yi, 1985, Journ. Bamboo Res. 4, 2 : 30. — *Sinarundinaria nitida* (Metf. ex Stapf) Nakai, 1935, Journ. Japan. Bot. 11 : 1; Цвел. 1976, Злаки СССР: 90.

Род *Sinarundinaria* Nakai следует объединять с ранее описанным родом *Fargesia* Franch. (1893, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 2 : 1067).

2. *Phyllostachys edulis* (Carr.) Lehaie, 1906, Bambou (Mons), 1 : 39; Chao et Renvoize, 1988, Kew Bull. 43, 3 : 420. — *Bambusa edulis* Carr. 1866, Rev. Hort. 37 : 380. — *Phyllostachys pubescens* Mazel ex Lehaie, 1906, l. c.: 7; Цвел. 1976, Злаки СССР: 93.

3. *P. sulphurea* (Carr.) A. et C. Rivière, 1878, Bull. Soc. Acclim., sér. 3, 5 : 773; Chao et Renvoize, 1988, Kew Bull. 43, 3 : 420. — *Bambusa sulphurea* Carr. 1873, Rev. Hort. 45 : 379. — *Phyllostachys viridis* (Young) McClure, 1956, Journ. Arn. Arbor. 37 : 192; Цвел. 1976, Злаки СССР: 94.

4. *Elytrigia turcica* McGuire, 1983, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 18 : 108. — *Elymus elongatus* subsp. *turcicus* (McGuire) Meld. 1984, Not. Roy. Bot. Gard.

Edinb. 42, 1 : 81. — *Elytrigia elongata* auct. non (Host) Nevski: Цвел. 1976, Злаки СССР: 136, p. p.

Этот описанный из Турции вид еще не приводился для Кавказа. От преимущественно западносредиземноморского вида *E. elongata* (Host) Nevski, имеющего 2n = 14, отличается числом хромосом (2n = 56), реснитчатыми (а не голыми) по краю влагалищами нижних листьев, более расставленными колосками и шероховатой по ребрам осью колосьев. На Кавказе он встречается в горных районах Закавказья.

5. **Elytrigia obtusiflora (DC.) Tzvel. comb. nov.** — *Triticum obtusiflorum* DC. 1813, Cat. Pl. Horti Monsp.: 153. — *T. ponticum* Podp. 1902, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 52 : 681. — *Elytrigia pontica* (Podp.) Holub, 1974, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 8, 2 : 171. — *E. prokudinii* Druleva ex Dubovik, 1977, Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев), 1976 : 11. — *Elymus elongatus* subsp. *ponticus* (Podp.) Meld. 1978, Bot. Journ. Linn. Soc. (London), 76 : 377. — *Elytrigia elongata* auct. non (Host) Nevski: Цвел. 1976, Злаки СССР: 136, p. p.

Средиземноморский вид *E. elongata* (Host) Nevski s. str. отсутствует в Вост. Европе и Юго-Зап. Азии, его замещают здесь *E. turcica* и *E. obtusiflora*. Описанный из Юго-Вост. Франции *E. obtusiflora* имеет 2n = 70, отличается от *E. turcica* и *E. elongata* также более широкими и неравномерными ребрами на верхней стороне листьев (у *E. turcica* ребра узкие, почти одинаковой ширины), более длинными ресничками на килях верхних цветковых чешуй и более крупными (4.5—5.5 мм дл.) пыльниками. *E. obtusiflora* встречается в степных районах Вост. Европы, а на Кавказе — в Предкавказье и значительной части Закавказья (Абхазия, Азербайджан и Армения в окр. пос. Арарат).

6. *E. bessarabica* (Săvul. et Rayss) Prokud. 1977, Злаки Укр.: 72.

Вид впервые найден на Кавказе: «Таманский п-ов, сев.-зап. оконечность Бугазской косы в окр. пос. Веселовка, приморские пески, 4 VI 1989, № 1434, Д. Гельтман и др.» (LE).

7. **Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv. var. daralaghezicum Tzvel. var. nov.** — Folia et culmi sub nodis dense, sed breviter pilosi.

Typus: «Prov. Nachitzevanj, distr. Norashen, in declivitatibus lapidosis siccis brachii jugi Daralaghez 2—3 km septentrionem versus a pag. Karabagljar, 20 VI 1957, N 181, S. Czerepanov, N. Tzvelev» (LE).

Эта разновидность имеет густо, но коротковолосистые листья и стебли под узлами. В пределах *A. pectinatum* на Кавказе можно различать еще 2 разновидности — **A. pectinatum var. dagnae (Grossh.) Tzvel. comb. nov.** (= *A. dagnae* Grossh. 1919, Вестн. Тифл. бот. сада, 46—47 : 44) с широкими и плоскими листовыми пластинками и **A. pectinatum var. stepposum (Dubovik) Tzvel. comb. nov.** (= *A. stepposum* Dubovik, 1981, Нов. сист. высш. низш. раст. (Киев), 1979 : 12) с узкими и часто вдоль свернутыми листовыми пластинками. В отличие от редкой на Кавказе var. *pectinatum* с шероховатой осью колосьев обе эти разновидности имеют коротковолосистую ось колосьев. В Нахичевани отмечена еще одна локальная разновидность этого вида — **A. pectinatum var. submuticum (Grossh.) Tzvel. comb. nov.** (= *A. cristatum* (L.) Beauv. var. *submuticum* Grossh. 1928, Фл. Кавк. 1 : 134) с очень короткими остями нижних цветковых чешуй. Принимавшуюся нами прежде и обычную на Кавказе разновидность var. *imbricatum* (Roem. et Schult.) B. Fedtsch. et Fler. мы теперь склонны принимать за самостоятельный гибридогенный вид *A. imbricatum* Roem. et Schult., имеющий 2n = 28 и, по-видимому, происходящий от гибридизации *A. pectinatum* с *A. incanum* (Nábělek) Tzvel. или с *A. cristatum* (L.) Beauv., возможно, проникавшим в плейстоцене из Сибири в Вост. Европу и на Кавказ.

8. **A. incanum (Nábĕl.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *A. cristatum* (L.) Beauv. var. *incanum* Nábĕl. 1929, Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk Brno, 111 : 26. — *A. cristatum* subsp. *incanum* (Nábĕl.) Meld. 1984, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 42, 1 : 77.

Этот описанный из Турции вид отличается очень густыми и густоволосистыми, а также широкими и сильно сплюснутыми колосками. На Кавказе он заходит в Южн. и Юго-Зап. Закавказье. По строению колосьев он очень сходен с видами рода *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. et Spach.

9. **Aegilops strangulata (Eig) Tzvel. comb. nov.** — *A. squarrosa* var. *strangulata* Eig, 1929, Feddes Repert. Beih. 55 : 90. — *A. tauschii* subsp. *strangulata* (Eig) Tzvel. 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 37.

10. **Hordeum iranicum (Bothmer) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *H. brevisubulatum* subsp. *iranicum* Bothmer, 1979, Bot. Tidskr. 74 : 139.

От обычного на Кавказе *H. violaceum* Boiss. et Hohen. отличается коротковолосистыми узлами стеблей. На Кавказе известен только из одного местонахождения: «Биченахский перевал, 27 VI 1952, Ал. и Ан. Федоровы» (LE) на Зангезурском хр. Описан из Ирана.

11. **Bromopsis Fourr. sect. Caucasigenae Tzvel. sect. nov.** — Plantae xerophilae, plus minusve caespitosae. Folia auriculata. Lemmata aristata.

Typus: *B. biebersteinii* (Roem. et Schult.) Holub.

Единственный вид этой секции подобно секции *Bromopsis* с лектотипом *B. ramosa* (Huds.) Holub имеет ушки на верхушках влагалищ нижних листьев, но отличается габитуально и по своей экологии.

12. **Bromopsis Fourr. sect. Stepposae Tzvel. sect. nov.** — Plantae plus minusve xerophilae, caespitosae vel breviter rhizomatosae. Folia sine auriculis. Lemmata aristata.

Typus: *B. erecta* (Huds.) Fourr.

Широко представленная на Кавказе секция с преимущественно степными и петрофильными видами, дерновинными или с относительно короткими корневищами. Листья без ушек.

13. **Bromopsis Fourr. sect. Rhizomatosae Tzvel. sect. nov.** — Plantae sat mesophilae, longe rhizomatosae. Folia sine auriculis. Lemmata saepe inermia.

Typus: *B. inermis* (Leyss.) Holub.

На Кавказе широко распространен тип этой секции — *B. inermis* с длинными корневищами и безостыми колосками.

14. **Bromopsis inermis (Leyss.) Holub subsp. australis (Zherebina) Tzvel. comb. nov.** — *Bromus inermis* Leyss. subsp. *australis* Zherebina, 1931, Тр. прикл. бот., ген., сел. 25 : 313. — *B. inermis* var. *malzevii* Drob. 1914, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 12 : 229.

На Кавказе более обычен этот более ксерофильный, преимущественно степной подвид *B. inermis* s. l.

15. *Anisantha haussknechtii* (Boiss.) Holub, 1973, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 8, 2 : 176. — *Bromus haussknechtii* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 648; H. Scholz, 1981, Willdenowia, 11 : 250. — *B. madritensis* var. *caucasicus* Hack. 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 36 : 29. — *Anisantha rubens* var. *caucasica* (Hack.) Tzvel. 1976, Злаки СССР: 224.

От также представленного в Вост. Закавказье *A. rubens* (L.) Nevski отличается более рыхлыми метелками с более длинными веточками. Довольно широко распространен в Юго-Зап. Азии.

16. **Avena malzevii Tzvel. sp. nov.** — *A. barbata* var. *caspica* Hausskn. 1894, Mitt. Thüring. Bot. Ver. N. F. 6 : 41, 45. — *A. hirtula* auct. non Lag.: Мусаев, 1969, ДАН АзССР, 25, 10 : 61. — Species *A. barbatae* Pott. ex Link et *A. wiestii* Steud. proxima, sed a priore lemmatis apice biaristatis et bidenticulatis, a posteriore paniculis paucispiculatis et spiculis longioribus differt. A specie tertia — *A. hirtula* Lag. aristis additionalibus lemmatum apice brevioribus et denticulis duobus differt.

Typus: «Baku, 2 V 1893, V. Lipsky» (LE).

Area geographica. Transcaucasia orientalis, Iran borealis.

Близко родствен видам *A. barbata* и *A. wiestii*, но отличается от 1-го из них нижними цветковыми чешуями на верхушке с 2 остями и 2 зубчиками, а от 2-го — немногоколосковыми метелками и более крупными колосками. От 3-го вида *A. hirtula* он отличается более короткими дополнительными остями на верхушке нижних цветковых чешуй и присутствием 2 зубчиков на ней.

Тип: Баку, 2 V 1893, В. Липский (LE).

Географическое распространение. Вост. Закавказье, Сев. Иран. Обычен на приморских песках в Вост. Закавказье.

17. *Trisetaria loeflingiana* (L.) Paunero, 1949, Anal. Jard. Bot. Madrid, 9 : 527. — *Avena loeflingiana* L. 1753, Sp. Pl.: 79. — *Trisetum cavanillesii* Trin. 1830, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, 1 : 63; Рожев. 1934, Фл. СССР, 2 : 257. — *Trisetaria cavanillesii* (Trin.) Maire, 1942, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 33 : 92, in obs.; Цвел. 1976, Злаки СССР: 266.

На песках Вост. Предкавказья и Вост. Закавказья встречается и псаммофильный подвид этого вида: **Trisetaria loeflingiana subsp. sabulosa (Tzvel.) Tzvel. comb. nov.** (= *T. cavanillesii* subsp. *sabulosa* Tzvel. 1971, Нов. сист. высш. раст. 7 : 45).

18. **Koeleria albovii Domin subsp. fominii (Domin) Tzvel. comb. nov.** — *K. eriostachya* subsp. *fominii* Domin, 1910, Вестн. Тифл. бот. сада, 15 : 14. — *K. albovii* var. *fominii* (Domin) Tzvel. 1976, Злаки СССР: 273.

K. albovii subsp. caucasica (Domin) Tzvel. comb. nov. — *K. eriostachya* subsp. *caucasica* Domin, 1907, Biblioth. Bot. (Stuttgart), 65 : 161.

В пределах очень полиморфного вида *K. albovii* мы считаем возможным различать 3 подвида: широко распространенный subsp. *caucasica* с голыми листьями и стеблями в большей их части, subsp. *albovii* с коротковолосистыми влагалищами и стеблями, но с голыми колосками и subsp. *fominii* с коротковолосистыми листьями, стеблями и колосками.

19. *Aira notarisiana* Steud. 1854, Syn. Pl. Glum. 1 : 221. — *A. ambigua* De Not. 1846, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 3, 5 : 365, non Michx. 1803. — *A. capillaris* subsp. *ambigua* Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 775. — *A. elegans* subsp. *ambigua* (Arcang.) Holub, 1964, Preslia, 36, 3 : 251; Цвел. 1976, Злаки СССР: 289.

Близкий кавказский вид, принимавшийся нами прежде за *A. elegans* subsp. *elegans* (Цвел. 1976, цит. соч.: 289), следует теперь называть *A. elegantissima* Schur (= *A. capillaris* Host, 1809, non Savi, 1798, nec Lag. 1805; = *A. elegans* Willd. ex Gaud., 1801, nom. illeg.).

20. **Milium alexeenkoi (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *M. vernale* var. *alexeenkoi* Tzvel. 1976, Злаки СССР: 296. — *M. vernale* subsp. *alexeenkoi* (Tzvel.) Probat. 1977, Нов. сист. высш. раст. 14 : 7.

M. intermedium (Probat.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *M. vernale* subsp. *intermedium* Probat. 1977, Нов. сист. высш. раст. 14 : 9; Пробат. 1979, Нов. сист. высш. раст. 16 : 36.

Эти 2 встречающихся и на Кавказе таксона из родства *M. vernale* Bieb. заслуживают видового ранга, так как имеют соответственно 2n = 14 и 18; 3-й кавказский таксон этого родства — *M. vernale* s. str. имеет 2n = 10.

21. *Zingeria pisidica* (Boiss.) Tutin, 1978, Bot. Journ. Linn. Soc. (London), 76 : 365. — *Agrostis pisidica* Boiss. 1854, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 4, 2 : 255. — *A. trichopoda* auct. non (Boiss.) P. Smirn.: Цвел. 1976, Злаки СССР: 341, p. p.

Несмотря на почти совпадающие ареалы (оба вида представлены и в Закавказье), *Z. pisidica* и *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. легко различаются по строению метелок: у *Z. trichopoda* s. str. они в среднем более крупные, более широко раскидистые и с более длинными, 5—13 (а не 0.7—5) мм дл., ножками колосков. По-видимому, они имеют разные хромосомные числа (2n = 4 и 8).

22. **Calamagrostis dmitrievae Tzvel. sp. nov.** — Planta perennis, 40—80 cm alt., caespites sat laxos formans. Culmi prope basin foliis squamiformibus vestiti. Folia 2—6 mm lt., plana vel laxe convoluta, subtus viridia, minute scabriuscula, supra pallidiora, minute scabriuscula et vulgo pilis sat longis sparsis tecta; articulatio vaginato-laminata glabra vel subglabra. Paniculae 6—18 cm lg., sat densae, ramis brevibus scabris. Spiculae 4.5—6 mm lg., glumae anguste lanceolatae, acutatae, 1—3-nerviae; lemmata 4—5 mm lg., lanceolata, apice vulgo aristulis 2(4) brevissimis terminata, dorso (in triente inferiore) arista valde curvata, 7—8 mm lg.; calli pili 1.7—2 mm lg., lemmatis subduplo breviores; rachillae rudimentum bene evolutum, pilosum.

Typus: «Caucasus, Adzharia, distr. Batumi, mons Mtirala, 900 m, fagetum in fauce humida, in rupibus, 8 VIII 1962, A. Dmitrieva» (LE).

Affinitas. A specie proxima *C. caucasica* Trin. aristis longioribus, prope basin minus contortis, sed magis curvatis et panicula laxiore differt.

Многолетнее растение 40—80 см выс., образующее довольно рыхлые дерновины. Стебли у основания одеты чешуевидными листьями. Листья 2—6 мм шир., плоские или рыхло свернутые, снизу зеленые, мельчайше шероховатые, сверху более бледные, мельчайше шероховатые и обычно с редкими довольно длинными волосками; влагалищно-пластиночное сочленение голое или почти голое. Метелки 6—18 см дл., довольно густые, с короткими шероховатыми веточками. Колоски 4.5—6 мм дл.; колосковые чешуи узколанцетные, заостренные, с 1—3 жилками; нижние цветковые чешуи 4—5 мм дл., ланцетные, на верхушке обычно с 2(4) очень короткими остями, на спинке (в нижней трети) с сильно согнутой остью 7—8 мм дл.; волоски каллуса 1.7—2 мм дл., почти вдвое короче нижних цветковых чешуй; рудимент оси колоска хорошо развитый, волосистый.

Тип: «Кавказ, Батумский р-н, гора Мтирала, 900 м, буковый лес во влажном ущелье, на скалах, 8 VIII 1962, А. Дмитриева» (LE).

Паратипы (paratypi): «Аджаро-Имеретинский хр., Озургетский у., пастбища Гайсура, 28 VII 1913, Е. Кикодзе»; «Аджария, басс. Коронис-Цхали, заросли березы и дуба, 20 IX 1946, В. Сочава»; «там же, басс. Кинтриша, буковый лес на горном склоне близ сел. Хино, 19 VII 1948, В. Сочава и В. Семенова».

Родство. От наиболее близкого вида *C. caucasica* Trin. отличается более длинными, близ основания менее скрученными, но более изогнутыми остями и более рыхлой метелкой.

23. *Polypogon viridis* (Gouan) Breistr. 1963, Bull. Soc. Bot. Fr. (Sess. Extr. 89): 56. — *Agrostis viridis* Gouan, 1762, Hort. Monsp.: 546. — *Phalaris semiverticillatus* Forsk. 1775, Fl. Aeg. Arab.: 17. — *Polypogon semiverticillatus* (Forsk.) Hyl. 1949, Uppsala Univ. Arsskr. 7 : 74; Цвел. 1976, Злаки СССР: 342.

Для этого вида выявлено его приоритетное название.

24. *Festuca artvinensis* Markgr.-Dannenb. 1981, Willdenowia, 11 : 202, tab. 2; id. 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 411.

Как оказалось, этот описанный из Сев.-Вост. Турции («between Ardahan and Artvin») вид заходит и в Закавказье (Аджария, верхняя часть бассейна р. Куры, Сев.-Зап. Армения). От близких видов *F. karabaghensis* Mussajev (= *F. varia* Haenke var. *caucasica* St. Yves) и *F. woronowii* Hack. он отличается более узкими (0.4—0.7 мм в диам.), гладкими снаружи листьями и более мелкими (5.8—6 мм дл.) нижними цветковыми чешуями.

25. *F. karadagensis* Hadač et Chrtek, 1969, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 4, 2 : 211. — *F. ovina* var. *asperrima* Hack. 1895, in Stapf, Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. 50 : 10. — *F. pseudodalmatica* subsp. *asperrima* (Hack.) E. Alexeev, 1978. Нов. сист. высш. раст. 15 : 60. — *F. elwendiana* Markgr.-Dannenb. 1981, Willdenowia, 11 : 208.

Этому нередкому в Закавказье и на юге Дагестана таксону лучше придавать ранг вида.

26. *F. airoides* Lam. 1799, Encycl. Méth. Bot. 2 : 464. — *F. supina* Schur, 1866, Enum. Pl. Transs.: 784. — *F. ovina* subsp. *supina* (Schur) Schinz et R. Keller, 1905, Fl. Schweiz, ed. 2, Krit. Fl.: 26; Цвел. 1976, Злаки СССР: 417.

Этот горный европейский вид впервые отмечается на Кавказе: «Аджария, гора Сарбиэла близ г. Кобулети, 2300 м, 20 VIII 1982, А. Бобров». От *F. ruprechtii* он отличается значительно более широкими листовыми пластинками и более крупными колосками. Встречается также в горах Сев. Турции.

27. *F. filiformis* Pourr. 1788, Hist. et Mém. Acad. Roy. Sci. Inscr. et Belles-Lottres Toulouse, 3 : 319. — *F. capillata* Lam. 1778, Fl. Fr. 3 : 597, nom. illeg. — *F. tenuifolia* Sibth. 1794, Fl. Oxon.: 44; Цвел. 1976, Злаки СССР: 417.

Для этого вида выявлено приоритетное название.

28. *Lolium subulatum* Vis. 1842, Fl. Dalm. 1 : 90, tab. 3. — *L. loliaceum* auct. non (Bory et Chaub.) Hand.-Mazz.: Цвел. 1976, Злаки СССР: 423, p. p.

Этот описанный из Югославии («in satis circa Bergato prope Ragusa») вид прежде принимался за синоним *L. loliaceum* (Bory et Haub.) Hand-Mazz., от которого он легко отличается присутствием коротких (2—3 мм дл.) остей на нижних цветковых чешуях верхних цветков колоска и более прямыми стеблями. На Кавказе он пока известен только по экземплярам «Гербария флоры СССР», изданным под № 5220: «Краснодарский край, на приморских песках у р. Адербы близ Новороссийска, 18 VI 1907, Д. Литвинов».

29. **Macrobriza maxima (L.) Tzvel. comb. nov.** — *Briza maxima* L. 1753, Sp. Pl.: 70.

Этот вид, известный на Кавказе в качестве заносного или интродуцированного растения, на наш взгляд, заслуживает выделения в самостоятельный монотипный род — *Macrobriza* (Tzvel.) Tzvel. (1987, Комаровск. чтения (Ленинград), 37 : 32).

30. **Sesleria alba Smith subsp. voronovii (Deyl) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *S. anatolica* Deyl var. *voronovii* Deyl, 1946, Opera Bot. Cech. 3 : 108. — *S. autumnalis* subsp. *anatolica* (Deyl) Tzvel. var. *voronovii* (Deyl) Tzvel. 1976, Злаки СССР: 532.

Более высокогорная эколого-географическая раса вида, обитающая на высотах более 2000 м Гагринского, Бзыбского, Абхазского и Мегрельского хребтов. Приоритетное название *S. anatolica* Deyl — *S. alba* Smith (1806, in Sibth. et Smith, Fl. Graeca Prodr.: 52; Kit Tan, 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 525).

31. *Sesleria polyathera* C. Koch, 1848, Linnaea, 21 : 399. — *S. heufleriana* auct. non Schur: Невский, 1936, Фл. СССР, 2 : 300; Цвел. 1976, Злаки СССР: 533.

Мы не уверены в том, достаточно ли четко отличается кавказский вид *S. polyathera* от карпатского *S. heufleriana*, но и при объединении этих видов в один название *S. polyathera* приоритетно.

32. *Phalaris aquatica* L. 1755, Cent. Pl. 1 : 4; Baytop, 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 368. — *P. tuberosa* L. 1771, Mant. Pl. Alt.: 557; Цвел. 1976, Злаки СССР: 358.

Выявлено приоритетное для этого вида название.

33. *Phleum bertolonii* DC. 1813, Cat. Pl. Hort. Monsp.: 132; Dogan, 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 391. — *P. serotinum* Jord. 1852, Pugill. Pl. Nov.: 141. — *P. pratense* L. subsp. *serotinum* (Jord.) Berner, 1887, La Fl. Vosges: 239. — *P. pratense* subsp. *nodosum* auct. non (L.) Arcang.: Цвел. 1976, Злаки СССР: 366.

Правильное название этого таксона в ранге вида — *P. bertolonii* DC., а в ранге подвида — *P. pratense* subsp. *serotinum* (Jord.) Berner. *P. nodosum* L. описан по мелким экземплярам *P. pratense* L.

34. *Alopecurus brevifolius* Grossh. 1928, Фл. Кавк. 1 : 75; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 73. — *A. glacialis* auct. non C. Koch: Овч. 1934, Фл. СССР, 2 : 145; Цвел. 1976, Злаки СССР: 374.

Этот вид обычно принимался за *A. glacialis* C. Koch, однако M. Dogan (1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 379), основываясь на сохранившемся в Женеве изотипе *A. glacialis* (его тип был в Берлине), считает его синонимом и приоритетным названием для *A. ponticus* C. Koch (incl. *A. sericeus* Albov). Поскольку *A. glacialis* и *A. ponticus* описаны из одного и того же местонахождения в Понтийских горах Турции, не исключено, что в Женеву мог попасть изотип не *A. glacialis*, а *A. ponticus* вследствие ошибочного этикетирования. Для *A. glacialis* его автор указывает на отсутствие верхней цветковой чешуи и приводит длинную ость, из чего, более вероятно, следует тождество *A. glacialis* с *A. laguroides*, а не с *A. brevifolius* и *A. ponticus*.

35. *A. laguroides* Bal. 1874, Bull. Soc. Bot. Fr. 21 : 11; Dogan, 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 382. — *A. dasyanthus* Trautv. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 486; Цвел. 1976, Злаки СССР: 374.

A. laguroides описан из Турецкого Лазистана. Его изотип имеется в Санкт-Петербурге (LE), и он действительно вполне сходен с типом *A. dasyanthus*.

36. *Glyceria notata* Chevall. 1827, Fl. Genér. Envir. Paris, 2, 1 : 174. — *G. plicata* (Fries) Fries, 1842, Nov. Fl. Suec., Mant. 3 : 176; Цвел. 1976, Злаки СССР: 544.

К сожалению, название *G. plicata* (Fries) Fries должно быть заменено на приоритетное.

37. **Melica L. sect. Altimelica (Hemp.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *M. subgen.* Altimelica Hemp. 1973, Feddes Repert, 84, 7-8 : 539.

К этой секции принадлежит нередкий на Кавказе вид (и тип секции) *M. altissima* L.

38. **Achnatherum Beauv. sect. Protostipa Tzvel. nom. nov.** — *Stipa* sect. *Achnatheropsis* Tzvel. 1972, Нов. сист. высш. раст. 9 : 56.

При переносе *Stipa sibirica* (L.) Lam. с близкими видами из рода *Stipa* L. в род *Achnatherum* название секции *Achnatheropsis* не может быть принято, и мы предлагаем для него замену. На Кавказе представлен только один вид этой

секции — *A. sibirica* (L.) Keng ex Tzvel. (1977, в сб.: Пробл. экол., геобот., бот., геогр. и флорист.: 140).

39. **Achnatherum ordubadense Tzvel. sp. nov.** — *Stipa caragana* auct. non Trin.: H. Scholz, 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 543. — Planta perennis 30—60 cm alta. Foliorum laminae 0.5—2 mm lt., saepe convolutae, supra costatae et scabrae. Paniculae 14—25 mm lg., effusae, ramis tenuioribus et saepe flexuosis. Spiculae 4.2—5.3 mm lg. Glumae lanceolatae, glabrae et sublaeves. Lemmata 2.3—3.2 mm lg., sat dense et subadpresse pilosa, apice curvate aristata; aristae pars inferior (ad flexuram) glumis 1.5—3 mm longior.

Typus: «Azerbaidzhania, respublica autonoma Nachitzevanj, distr. Ordubad, rupium fissurae in declivitate brachii jugi Zangezurici 2 km orientem versus ab opp. Ordubad, 9 VI 1956, N 426, S. Czerepanov, T. Egorova, N. Tzvelev» (LE).

Affinitas. A specie proxima *A. caragana* (Trin.) Nevski aristis longioribus (11—15, non 6—10 mm lg.) et aristarum parte inferiore (ad flexuram) 1.5—3 (non 0.1—0.5) mm e glumis exserta differt.

Многолетник 30—60 см выс. Пластинки листьев 0.5—2 мм шир., часто вдоль свернутые, сверху ребристые и шероховатые. Метелки 14—25 мм дл., раскидистые, с тонкими и часто извилистыми веточками. Колоски 4.2—5.3 мм дл. Колосковые чешуи ланцетные, голые и почти гладкие. Нижние цветковые чешуи 2.3—3.2 мм дл., довольно густо и прилегающе волосистые, на верхушке с изогнутой остью; нижняя часть ости (до изгиба) на 1.5—3 мм длиннее колосковых чешуй.

Тип: «Азербайджан, Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, трещины скал по склону отрога Зангезурского хребта в 2 км восточнее г. Ордубад, 9 VI 1956, № 426, С. Черепанов, Т. Егорова, Н. Цвелев» (LE).

Паратипы: «Ордубад, 28 VI 1893, В. Липский» (LE); «Склоны отрога Зангезурского хребта в 1 км к востоку от г. Ордубад, 6 VI 1956, № 144, Т. Егорова, Н. Цвелев, С. Черепанов» (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *A. caragana* отличается более длинными остями (11—15, а не 6—10 мм дл.) и нижней частью остей (до их изгиба), на 1.5—3 (а не на 0.1—0.5) мм выступающей из колосковых чешуй.

Ареал этого вида, занимающий также Турцию и значительную часть Ирана, по-видимому, изолирован от ареала близкого вида *A. caragana*, распространенного в восточных районах Кавказа, в Ср. и Центр. Азии.

40. **Stipa arabica Trin. et Rupr. subsp. koenigii (Woronow) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *S. koenigii* Woronow, 1926, Бот. матер. (Ленинград), 6 : 61.

Вновь поступивший материал позволил отграничить этот подвид от близкого *S. arabica* subsp. *caspia* (C. Koch) Tzvel., от которого он отличается более широкими и коротковолосистыми снаружи (снизу) листовыми пластинками, а также коротковолосистыми влагалищами нижних листьев и стеблями под узлами. Встречается в Южн. Закавказье.

41. **Stipa × kolakovskyi Tzvel. sp. hybr. nov.** (=*S. arabica* Trin. et Rupr. × × *S. hohenackeriana* Trin. et Rupr.). — Aristae pars inferior (contorta) supra breviter pilosa, subtus scabra.

Typus: «Respublica autonoma Nachitschevan, distr. Norashen, in collibus prope pag. Diza, in clivis septentrionalibus, 4 VI 1947, A. Grossheim, I. Iljinskaja, M. Kirpicznikov» (LE).

Встречается нередко при совместном обитании видов-родителей. К нему принадлежит часть экземпляров, изданных А. А. Колаковским в «Гербарии флоры СССР» под № 3666 и названием «*Stipa koenigii* Woronow».

42. **Stipa L. sect. Subbarbatae Tzvel. sect. nov.** — Aristae in parte superiore sat breviter pilosae, in parte inferiore glabrae et laeves. Lemmata 9—12 mm lg., sat dense pilosa, Stigmata 2. Ligulae brevissimae.

Typus: *S. lessingiana* Trin. et Rupr.

Stipa L. sect. Subsmirnovia Tzvel. sect. nov. — Aristae unigeniculatae, in parte inferiore glabrae et laeves. Stigmata 3. Ligulae membranaceae, longae.

Typus: *S. gaubae* Bor, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 70 : 388 (= *S. nachiczevanica* Musajev et Sadychov, 1977, Нов. сист. высш. раст. 14 : 4).

Мы пришли к выводу, что широко распространенный *S. lessingiana* и нахичеванско-иранский *S. gaubae* (= *S. nachiczevanica*) заслуживают выделения в самостоятельные монотипные секции.

43. **Stipa pulcherrima C. Koch subsp. glabrinoda (Klok.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *S. glabrinoda* Klok. 1976, Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев), 1975 : 51. — *S. heterophylla* Klok. 1976, l. c.: 49, non Willd. ex Nees, 1829. — *S. karadagensis* Klok. 1976, l. c.: 47, descr. ross.

Крымско-новороссийский подвид широко распространенного степного вида, отличающийся от других подвидов более мелкими (16—19 мм дл.) нижними цветковыми чешуями и в среднем более узкими листьями. К subsp. *glabrinoda* принадлежат изданные нами под № 5655а образцы *S. pulcherrima* «Гербария флоры СССР».

44. **Stipa L. subgen. Stipella (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *Stipa* sect. *Stipella* Tzvel. 1974, Нов. сист. высш. раст. 11 : 15; Freitag, 1985, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 42, 3 : 413.

Считаем необходимым повысить ранг секции *Stipella* до ранга подрода. Остальные секции ковылей Евразии принадлежат к подроду *Stipa*.

45. *Boriskellera arundinacea* (L.) Terekhov, 1938, Delect. Sem. Hort. Bot. Kujbyshev: 13. — *Aira arundinacea* L. 1753, Sp. Pl.: 64. — *Eragrostis collina* Trin. 1830, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, 1 : 413. — *Psilantha arundinacea* (L.) Tzvel. 1968, Бот. журн. 53, 3 : 311.

Оригинальный многолетний вид с распадающейся на членики осью колосков. На наш взгляд, он все же заслуживает выделения в самостоятельный род, приоритетное название которого *Boriskellera* Terekhov (1938, l. c.: 13).

46. *Eragrostis multicaulis* Steud. 1854, Syn. Pl. Glum. 1 : 426. — *E. pilosa* subsp. *damiensiana* Thell. 1907, Vierteljahrssch. Naturf. Ges. Zürich, 52 : 438; H. Scholz, 1988, Willdenowia, 18 : 220. — *E. pilosa* subsp. *multicaulis* (Steud.) Tzvel. 1967, Список раст. Герб. фл. СССР, 17 : 45; Цвел. 1976, Злаки СССР: 633.

Восточноазиатский вид, уже давно занесенный в Зап. Европу (в одной Германии известно семь его местонахождений), теперь впервые отмечается нами на Кавказе по явно заносным экземплярам с этикеткой: «Цхалтубо близ Кутаиси, по сыроватому пастбищу, 21 X 1955, В. Комаров» (LE).

47. *E. barrelieri* Daveau, 1894, Journ. Bot. Paris, 8 : 289; Bor, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 70 : 433; Kit Tan, 1985, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 9 : 576. — *E. suaveolens* auct. non Beck. ex Claus: Барсегян, 1964, Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 14 : 87.

Отличается от близкого вида *E. minor* Host более рыхлыми метелками и отсутствием кратероподобных железок на цветоножках и листьях. Впервые приводится для Кавказа, где найден в двух местообитаниях в пойме Аракса: «Пойма р. Аракс у ст. Ордубад, супесчаное понижение, 16 VI 1956, № 836, Т. Егорова, Н. Цвелев, С. Черепанов» (LE); «Берег р. Аракс в 10—12 км от пос. Давалу Вединского р-на, у зарослей тростника, 24 VII 1956, А. Барсегян,

Т. Егорова» (LE). Распространен в Южн. Европе, Сев. Африке, Юго-Зап. Азии, а, вероятно, также в Ср. (приводится для окр. г. Ашхабада) и Центр. Азии.

48. *Echinochloa oryzicola* (Vasing.) Vasing. 1934, Фл. СССР, 2 : 33; Carretero, 1981, Anal. Jard. Bot. Madrid, 38, 1 : 101. — *E. crusgalli proles oryzicola* Vasing. 1931, Тр. прикл. бот., ген., сел. 25, 4 : 125. — *E. phyllopogon* auct. non (Stapf) Kossenko: Цвел. 1976, Злаки СССР: 664.

Принимавшееся нами прежде название этого вида — *E. phyllopogon* (Stapf) Kossenko оказалось более поздним синонимом другого вида — *E. hispidula* (Retz.) Nees ex Royle.

49. *Setaria verticilliformis* Dumort. 1827, Florula Belg.: 150. — *S. decipiens* Schimp. ex F. W. Schultz, 1863, Physostat. Pfalz: 171; Schimp. 1857, Ber. Deutsch. Naturf. Versamml. 33 : 71, nom. nud.; Цвел. 1976, Злаки СССР: 678.

Выявлено приоритетное название для этого гибридогенного вида, известного на Кавказе в качестве заносного.

50. *Cenchrus pauciflorus* Benth. 1840, Bot. Voy. Sulph.: 56; Колак. 1986, Фл. Абх., изд. 2, 4 : 189; Цвел. и Бочкин, 1992, Бюл. МОИП, отд. биол. 97, 5 : 100.

Адвентивный вид американского происхождения, известен на Кавказе из двух местонахождений — в окрестностях г. Краснодара и пос. Гагра, но, вероятно, уже теперь распространен значительно более широко.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е. Б. Овсяницы Кавказа. М.: Изд-во МГУ, 1980. 164 с. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Т. 1. Ростов: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1978. 318 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 2. 2-е изд. Баку: Изд-во Азерб. филиала АН СССР, 1949. 284 с. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. Т. 2. 2-е изд. Тбилиси, 1990. 278 с. — *Колаковский А. А.* Флора Абхазии. Т. 4. 2-е изд. Тбилиси, 1986. 362 с. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Мусаев С. Г.* Злаки Азербайджана. Баку, 1991. 422 с. — *Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с. — *Цвелев Н. Н.* Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза расширяющейся Земли // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 4. С. 27—36. — *Цвелев Н. Н.* О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1354—1363. — *Цвелев Н. Н.* Флора Хопёрского государственного заповедника. Л.: Наука, 1988. 190 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Bor N. L. Gramineae* // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Vol. 70. Graz, Austria, 1970. 573 p. — *Flora* of Turkey and East Aegean islands. Vol. 9. Edinburg: Univ. Press, 1985. 724 p. — *Freitag H.* The genus *Stipa* (*Gramineae*) in Southwest and South Asia // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1985. Vol. 42. N 3. P. 355—489.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 III 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(574.3) : 582.29

З. С. Мырзакулова, Т. В. Сидорова

ЛИШАЙНИКИ КУРГАЛЬДЖИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАЗАХСТАН)

Z. S. MYRZAKULOVA, T. V. SIDOROVA. LICHENS OF THE KURGALDJIN RESERVE (CENTRAL KAZAKHSTAN)

Впервые приведен список лишайников Кургальджинского заповедника, расположенного в Центральном Казахстане. В списке насчитывается 29 видов, из них 11 являются новыми для Казахстана.

Кургальджинский заповедник (площадь 237 100 га) находится в юго-западной части Тенгиз-Кургальджинской впадины, расположенной в центре Казахстана (в Кургальджинском р-не Целиноградской обл., северо-восточнее Целинограда) и отделяющей Казахский мелкосопочник от Кокчетавской возвышенности. Впадина сложена докембрийскими и нижнепалеозойскими осадочными породами. Рельеф в основном равнинный, немного всхолмленный, с относительной высотой холмов до 30—40 м. К югу равнина переходит в невысокий мелкосопочник, сложенный кристаллическими породами, с абсолютными высотами 304—426 м (Кургальджинский ..., 1990). Почвообразующими породами являются озерно-аллювиальные засоленные отложения. На них формируются каштановые, луговые, лугово-болотные почвы, а также солонцы и солончаки (Редков, 1984).

Климат района резко континентальный. Летом из пустынь Средней Азии сюда выносятся сухие горячие массы воздуха, а зимой вторгается холодный арктический воздух. Влажный воздух из Атлантики почти не доходит. Абсолютный максимум температуры в июле + 44, абсолютный минимум —49 °С. Годовое количество осадков составляет 200—350 мм, причем около 80% выпадает в теплый период года (май—июль) (Казахстан, 1969; Кургальджинский ..., 1990).

Растительность представлена сухими злаковыми и злаково-разнотравными степными сообществами. Северная часть котловины занята ксерофитно-типчаково-ковыльным разнотравьем. Участки, прилегающие к водоемам и затапливаемые весной, покрыты лугово-степной растительностью. Южнее оз. Тенгиз в связи с большей засоленностью почв растительный покров разрежен, почва покрыта редкими дерновинами растений. Характерная черта этой местности — чередование белополынно-типчаково-ковыльных сообществ с чернополынными и кокпековыми. Побережья озер покрыты солянковыми и полынно-солянковыми сообществами. Большие участки солончаковых берегов местами совсем лишены растительности. Травянистые растения составляют почти 90% видов всей флоры заповедника. Деревьев нет, но есть 12 видов кустарников: в основном к поймам рек приурочены виды родов *Salix, Rosa, Lonicera, Nitraria schoberi*; в степи встречаются *Caragana* и *Spiraea* (Карамышева, Рачковская, 1973).

Ранее на территории заповедника лихенологические исследования не проводились. При обработке лихенологических материалов, собранных сотрудником заповедника Т. В. Сидоровой, было выявлено 29 видов лишайников из 15 родов. Из них 3 вида являются новыми для Центрального Казахстана, а 11 — новыми для Казахстана.

В приведенном далее списке лишайников указаны местонахождения и характер распространения видов.

1. *Anaptychia ulotricoides* (Vain.) Vain. 1904, Bot. Tidskrif., 26 : 245.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, кокпеково-сарсазановое сообщество, на сухих веточках кокпека, 30 VIII 1991, № 109.

Широко распространенный вид: Ср. Азия, Афганистан, Монголия, Китай, Сев. Америка. Впервые приводится для Казахстана.

2. *Aspicilia hoffmannii* (Ach.) Flag. 1896, Catal. Lich. Alger.: 51.

Северо-западное побережье оз. Кирей, на вершине сопки, на камнях, 15 VI 1990, № 201.

Широко распространенный в Казахстане вид.

3. *A. maculata* (H. Magn.) Oxn. 1972, Нов. сист. низш. раст. 9 : 289.

Северо-западное побережье оз. Кирей, на вершине сопки, на камнях, 15 VI 1990, № 201. Юго-западное побережье оз. Тенгиз, типчаково-полынное сообщество, 15 VI 1990, № 202.

Широко распространенный вид. Встречается в горах Зап. Китая, во Внутренней Монголии и в пустынных районах Монголии, в Таджикистане, на Памире, в Русском Алтае (Голубкова, 1972, 1981; Седельникова, 1990). Впервые приводится для Казахстана.

4. *A. ochraceoalba* (H. Magn.) Golubk. 1972, Нов. сист. низш. раст. 9 : 233.

Юго-восточное побережье оз. Тенгиз, на каменистых скалах, 10 VI 1980, № 68.

Вид известен в Зап. Китае, Таджикистане (Памир) (Голубкова, 1972). Впервые приводится для Казахстана.

5. *Caloplaca ferruginea* (Nuds.) Th. Fr. 1861, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. ser. 3, 3 : 223.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, одуванчиково-сарсазаново-кокпековое сообщество, на сухих ветках кокпека, 22 VI 1989, № 29; там же, волоснецово-чернополынное сообщество, на отмерших дерновинках злаков, 15 IX 1989, № 59.

Отмечен в Семипалатинской и Алма-Атинской областях (Андреева, 1987). Впервые приводится для Центр. Казахстана.

6. *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, 1965, Lich. 3 : 11.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, эфемерово-однолетнесолянково-сарсазановое сообщество, 22 V 1988, № 3; там же, одуванчиково-сарсазаново-кокпековое сообщество, на сухих ветках сарсазана, 22 V 1989, № 30; там же, волоснецово-чернополынное сообщество, на ветке черной полыни, 15 IX 1989, № 60. Остров в северо-восточном заливе оз. Тенгиз, сарсазановое сообщество, на веточках сарсазана, 15 VI 1988, № 8.

Широко распространенный в Казахстане вид. Впервые приводится для Центр. Казахстана.

7. *C. raesaenenii* Räs. Bred. 1986, Нов. сист. низш. раст. 23 : 170.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, солянково-чернополынное сообщество, на почве, 25 VIII 1989, № 51; там же, типчаково-тырсиковое сообщество, 21 IX 1990, № 101.

Ранее отмечался в Центр. Казахстане (Андреева, 1987).

8. *C. tominii* Savicz, 1930, Бюл. бот. сада УССР, 29 : 194.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, кокпеково-чернополынное сообщество, 13 IX 1991, № 119.

Широко распространенный в Казахстане вид.

9. *C. vitellinula* (Nyl.) Oliv. 1897, Expos. Lich. Quest France, 1 : 232.

Юго-западное побережье оз. Тенгиз, ощебненная терраса, на щебне, 2 VIII 1988, № 22. Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, кокпеково-сарсазановое сообщество, на сухих ветках кокпека, 30 VIII 1991, № 109.

Редкий вид. Отмечен в Эстонии, на Украине (Карпаты), в Русском Алтае (Макаревич и др., 1982; Седельникова, 1990). Впервые приводится для Казахстана.

10. *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. 1928, Catal. Lich. Univ. 5 : 790.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, эфемерово-однолетнесолянково-сарсазановое сообщество, на сухих ветках сарсазана, 22 V 1988, № 3; там же, кокпеково-сарсазановое сообщество, на сухих ветках кокпека, 30 VIII 1991, № 110; там же, кокпеково-чернополынное сообщество, на ветках биюргуна, 13 IX 1991, № 120. Остров в северо-восточном заливе оз. Тенгиз, сарсазановое сообщество, на ветках сарсазана, 15 VI 1988, № 8. Юго-западное побережье оз. Тенгиз, ощебненная терраса, на щебне, 2 VIII 1988, № 22; там же, на скале, 10 VI 1980, № 68.

Широко распространенный в Казахстане вид.

11. *Cladonia subsquamosa* (Nyl.) Vain. 1887, Acta Soc. Fauna et Fl. Fenn. 4 : 445.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, кокпековое сообщество, на почве, 8 IX 1991, № 113; там же, на почве, 14 IX 1991, № 122.

Для Казахстана приводится впервые.

12. *Collema tenax* (Sw.) Ach. et Degel. 1954, Lich. Gen. Collema: 150.

Юго-западное побережье оз. Тенгиз, кермеково-чернополынное сообщество, на почве, 2 VIII 1988, № 17. Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, грудницево-кокпеково-тырсиковое сообщество, на почве, 14 IX 1989, № 56.

Широко распространенный на территории Казахстана лишайник.

13. *Endopyrenium hepaticum* (Ach.) Koerb. 1863, Parerg. Lich.: 302.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, кокпековое сообщество, на почве, 17 IX 1990, № 98.

Широко распространенный в Центр. Казахстане вид (Андреева, 1978).

14. *Lecanora distans* (Pers.) Nyl. 1872, Fl. 55 : 250.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, кокпеково-сарсазановое сообщество, на сухих ветках кокпека, 30 VIII 1981, № 110.

Широко распространенный в Казахстане вид.

15. *L. valesiaca* (Müll. Arg.) Stizbgr. 1882, Bericht. Thätigk. St. Gall. Ges.: 342.

Северо-западное побережье оз. Кирей, полынное сообщество, на камнях, 15 VI 1990, № 203.

Ранее был отмечен в Монголии и Вост. Сибири (Голубкова, 1981). Впервые приводится для Казахстана.

16. *Ochrolechia upsaliensis* (L.) Massal. 1852, Ricerch. Auton. Lich.: 31.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, грудницево-типчаково-тырсиковое сообщество, на почве, 21 IX 1988, № 26; там же, на почве, 14 IX 1989, № 57.

Ранее в Казахстане отмечался лишь в Кокчетавской обл. (Андреева, 1983).

17. *Parmelia panniformis* (Nyl.) Vain. 1881, Meddel. Soc. Fauna et Fl. Fenn. 7 : 124.

Северо-западное побережье оз. Кирей, полынное сообщество, на почве, 15 VI 1990, № 203.

Широко распространенный в Казахстане лишайник.

18. *P. ryssolea* (Ach.) Nyl. 1860, Syn. Lich.: 397.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, чернополынное сообщество, на почве, 20 IX 1990, № 100; там же, пармелиево-типчаковое сообщество, на почве, 11 IX 1991, № 115. Северо-западное побережье оз. Кирей, полынное сообщество, на почве, 15 V 1990, № 200.

Широко распространенный в Казахстане вид.

19. *P. vagans* Nyl. 1869, Fl. 52 : 293.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, чернополынно-тырсиковое сообщество, на почве, 25 VI 1989, № 67; там же, пармелиево-типчаковое сообщество, 11 VIII 1991, № 115. Оз. Тенгиз, юго-западное побережье, на почве, 10 VI 1980, № 64.

Широко распространенный в Казахстане степной вид.

20. *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, 1965, Nova Hedwig. 9 : 30.

Остров в северо-восточном заливе оз. Тенгиз, грудницево-типчаково-ковыльное сообщество, на почве, 15 VI 1988, № 11.

Широко распространенный лишайник.

21. *Psora cerebriformis* W. Weber, 1981, Mycotaxon, 13 : 104.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, чернополынно-кокпековое сообщество, на почве, 21 VIII 1990, № 93; там же, на почве, 11 IX 1991, № 114.

Ранее был отмечен в Канаде (Timdal, 1986). Новый для Казахстана вид.

22. *P. decipiens* (Hedwig) Hoffm. 1794, Descript. et Adumb. Plant. Lich. 2 : 68.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, типчаково-тырсиковое сообщество, на почве, 23 V 1989, № 39.

Широко распространенный в Казахстане вид (Андреева, 1983).

23. *P. lurida* (Dill.) DC 1805, Fl. France, ed. 3, 2 : 370.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, солянково-чернополынное сообщество, на почве, 25 VIII 1989, № 51; там же, грудницево-типчаково-тырсиковое сообщество, на почве, 14 IX 1989, № 56; там же, кокпеково-чернополынное сообщество, на почве, 13 IX 1991, № 119. Юго-западное побережье оз. Тенгиз, чернополынное сообщество, на почве, 15 VI 1990, № 204.

Широко распространенный напочвенный лишайник. Ранее отмечался в Центр. Казахстане (Андреева, 1983).

24. *Rinodina dispersella* Vain. apud Ahlqu. 1928, Kolemann. tutkim. Länsa. Siperiassa, 4 : 84.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, одуванчиково-сарсазаново-кокпековое сообщество, на сухих ветках сарсазана, 22 V 1989, № 30.

Вид, известный из Скандинавии и Сибири. Впервые приводится для Казахстана.

25. *R. pyrina* (Ach.) Arnold, 1881, Fl. 64 : 196.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, одуванчиково-сарсазаново-кокпековое сообщество, на сухих ветках кокпека, 30 VIII 1991, № 109.

Известен в Европе, Сев. Америке и Азии (Монголия). Впервые приводится для Казахстана.

26. *R. sophodes* (Ach.) Massal. 1852, Ricerch. Auton. Lich.: 14.

Остров в северо-восточном заливе оз. Тенгиз, сарсазановое сообщество, на ветках сарсазана, 14 VI 1988, № 8.

Ранее был отмечен в Европе, Азии (Монголия), Сев. Африке, Новой Зеландии (Голубкова, 1981). Впервые приводится для Казахстана.

27. *Toninia physaroides* (Opiz) Zahlbr. 1927, Catal. Lich. Univ. 4 : 275.

Остров в северо-восточном заливе оз. Тенгиз, грудницево-типчаковое сообщество, на почве, 15 VI 1988, № 10.

Впервые приводится для Казахстана.

28. *Xanthoria candelaria* (L.) Arnold, 1879, Fl. 62 : 364.

Северо-восточное побережье оз. Кургальджин, одуванчиково-сарсазаново-кокпековое сообщество, на сухих ветках сарсазана, 22 V 1989, № 30; там же, на ветках сарсазана, 11 IX 1991, № 117; там же, на сухих ветках кокпека, 30 VIII 1991, № 109, 110; там же, чернополынно-кокпековое сообщество, на ветках кокпека, 27 VI 1990, № 82.

Ранее в Казахстане был отмечен в Алма-Атинской обл. (Андреева, 1987). Впервые приводится для Центр. Казахстана.

29. *X. elegans* (Link) Th. Fr. 1861, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. ser. 3, 3 : 169.

Юго-восточное побережье оз. Тенгиз, на каменистых скалах, 10 VI 1980, № 68. Северо-западное побережье оз. Кирей, на вершине сопки, на почве, 15 VI 1990, № 201.

Широко распространенный вид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. И. Лишайники. Кн. 1. Сфериальные (*Sphaeriales*)—Лецидеевые (*Lecideales*). Алма-Ата: Наука, 1978. 263 с. (Флора споровых растений Казахстана. Т. 11). — *Андреева Е. И.* Лишайники. Кн. 2. Лецидеевые (*Lecideales*)—Леканоровые (*Lecanorales*). Алма-Ата: Наука, 1983. 307 с. (Флора споровых растений Казахстана. Т. 11). — *Андреева Е. И.* Лишайники. Кн. 3. Леканоровые (*Lecanorales*)—Фисциевые (*Physciales*). Алма-Ата: Наука, 1987. 294 с. (Флора споровых растений Казахстана. Т. 11). — *Голубкова Н. С.* Новые для лихенофлоры СССР лишайники Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 233—242. — *Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1981. 200 с. — *Казахстан.* Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1969. 482 с. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 278 с. — *Кургальджинский* заповедник // Заповедники Средней Азии и Казахстана. Заповедники СССР. М.: Мысль, 1990. С. 68—80. — *Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В.* Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев: Наукова думка, 1982. 404 с. — *Редков В. В.* Почвы Целиноградской области. Алма-Ата: Наука, 1964. 325 с. (Почвы Казахской ССР. Вып. 5). — *Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого Нагорья. Новосибирск: Наука, 1990. 173 с. — *Timdal E. A.* Revision of *Psora* (*Lecideaceae*) in North America // Bryologist. 1986. Vol. 89. N 4. P. 253—275.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Кургальджинский заповедник Казахстана
С. Кургальджино

Получено 14 X 1992

УДК 581.9(477.75) : 582.594.2

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 10

А. А. Алексеев

ORCHIS USTULATA (*ORCHIDACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ КРЫМА

A. A. ALEKSEEV. *ORCHIS USTULATA* (*ORCHIDACEAE*), A SPECIES NEW TO THE CRIMEAN FLORA

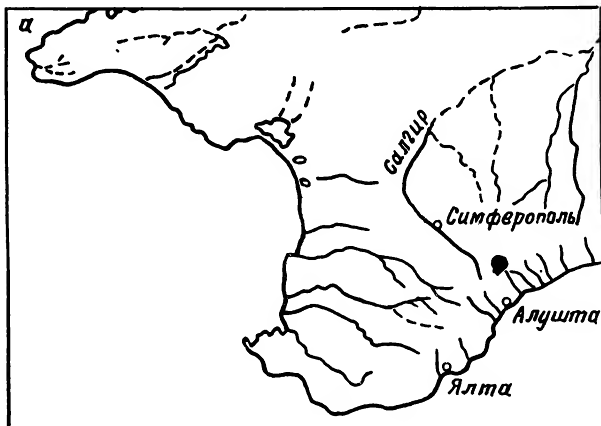
Сообщается о находке нового для флоры Крыма вида ятрышника — *Orchis ustulata.* Приведены данные по фенологии, морфологии и возрастной структуре ценопопуляции *O. ustulata.*

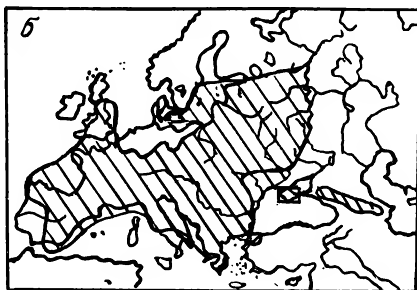
При флористических исследованиях Горного Крыма в северной части Демерджи-яйлы, в верховьях балки Курлюк-Баш, нами был обнаружен новый для флоры Крыма вид — *Orchis ustulata* L.

Согласно работам В. В. Протопоповой (1980, 1987), на Украине *O. ustulata* изредка встречается в Закарпатье, Карпатах, Росточье—Ополье, Правобережном Полесье, в Лесостепи, а по р. Днепр заходит в степную зону до г. Днепропетровска. При общем распространении почти по всей Европе, в Западной Сибири, Малой Азии и на Кавказе (Невский, 1935) с его находкой в Крыму существенно уточняется ареал вида (см. рисунок).

O. ustulata встречается на лугах, опушках лиственных лесов, среди кустарников на высотах от 0 до 2200 м над ур. м. (Baumann, Künkele, 1982; Протопопова, 1987). В Карпатах вид найден на облесенных площадях (бывших пастбищах) через 15—20 лет после проведения лесокультурных работ (Tlusták, Jongepierová-Hlobilová, 1990). Нами вид обнаружен на пологом склоне юго-западной экспозиции общей площадью 200 м^2, на высоте 1000 м над ур. м., в составе лугово-степного сообщества,[1] с севера и запада ограниченного лесными культурами из *Prunus divaricata* и *Fraxinus excelsior.*[2] Проективное покрытие травостоя составляет от 60—70 до 90%, высота — от 10—20 до 30—40 см. Ярко выражена мозаичность травостоя в соответствии с микрорельефом.

Orchis ustulata произрастает в сообществе Alchemilla jajlae + Festuca rupicola + + Filipendula vulgaris + Inula ensifolia + Origanum vulgare—Carex humilis. С высоким обилием встречаются *Cerastium biebersteinii, Leontodon crispus, Rhinanthus vernalis, Trifolium alpestre.*





Местонахождение *Orchis ustulata* в Крыму (*а*) и общее распространение вида (*б*) в Европе (по: Baumann, Künkele, 1982) и на Кавказе (по: Гроссгейм, 1940).

---

[1] Геоботаническое описание сделано 26 IX 1992 Т. Г. Лариной, которой я благодарен.
[2] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Данные по фенологии и морфологии свидетельствуют о нормально протекающем годичном цикле развития у *Orchis ustulata*. Начало цветения зафиксировано в 1-й декаде июня, окончание — в середине июля, созревание плодов — в августе, а дессиминация — в сентябре. Однако уровень плодоношения в ценопопуляции *O. ustulata* довольно низкий (сформировались 4 плода в 1991 г. и 32 — в 1992 г.). Слабое плодоношение связано, вероятно, с малочисленностью опылителей в период цветения орхидеи, тем не менее образовавшиеся семена (около 70%) имели нормально сформированный зародыш.

Высота генеративных побегов *O. ustulata* составляла 12—27 см, число цветков в типичных для вида соцветиях — от 23 до 61. На основании морфологических критериев, предложенных для корнеклубневых видов орхидных М. Г. Вахрамеевой и Л. В. Денисовой (1980), в ценопопуляции *O. ustulata* были установлены возрастные группы. Обнаруженная ценопопуляция нормальная, средневозрастная, неполночленная, с правосторонним спектром (Работнов, 1950; Уранов, 1975), состоящая из 35 генеративных, 1 взрослой вегетативной и 1 имматурной особей; 2 последние возникли, вероятно, из дополнительных замещающих или дочерних клубней генеративных особей, поскольку образовывали с ними характерные парные микрогруппы (Лукс, 1975; Собко, 1980; Willems, 1982).

На основании изложенных фактов можно сделать заключение о преобладании в ценопопуляции *O. ustulata* вегетативного размножения. Возникновение таких популяций нередко связано с семенной инвазией (Уранов, Смирнова, 1969). В данном случае занос семян мог произойти в период лесокультурных работ на яйле.

Как известно (Собко, 1989), 53% орхидных Крыма имеют средиземноморское происхождение. Находка *Orchis ustulata* расширяет наши представления о распространении в Крыму видов орхидных, связанных своим происхождением с лесной зоной Евразии, высокогорьями Европы и Средиземноморья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Некоторые особенности биологии и динамики численности ценопопуляций ятрышника Фукса // Охрана и культивирование орхидей. Таллин, 1980. С. 61—64. — *Гроссгейм А. А.* Сем. XXXI. *Orchidaceae* Lindl. // Флора Кавказа. Баку: Фан, 1940. Т. 11. С. 227—258. — *Лукс Ю. А.* К вопросу о соответственном вегетативном размножении некоторых наземных орхидей с корневыми клубнями // Тр. Никитск. бот. сада. Ялта, 1975. Т. 43. С. 79—88. — *Невский С. А.* Семейство Ятрышниковые // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 589—790. — *Протопопова В. В.* Родина Орхідні // Червона книга Української РСР. Київ: Наукова думка, 1980. С. 196—491. — *Протопопова В. В.* Семейство 179. Ятрышниковые, Орхидные // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 405—412. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Л., 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Собко В. Г.* Ризореституционное размножение вегетативных малолетников семейства Орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Таллин, 1980. С. 82—84. — *Собко В. Г.* Орхідеї України. Київ: Наукова думка, 1989. 192 с. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 3. С. 119—134. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Baumann H., Künkele S.* Die wildwachsenden Orchideen Europas. Stuttgart: Kosmos-Naturführer, 1982. 432 S. — *Tlusták V., Jongepierová-Hlobilová I.* Orchideje Bílých Karpat. Olomouc: Krajské vlastivědné muzeum, 1990. 127 s. — *Willems J. H.* Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamb. in the Netherlands, 1972 to 1981 // New Phytol. 1982. Vol. 91. N 4. P. 757—765.

Никитский ботанический сад
ААН Украины
Ялта

Получено 3 XII 1992

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 577.4+630

А. С. Алексеев, Н. И. Лайранд

К МЕТОДИКЕ ДЕНДРОЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

A. S. ALEKSEEV, N. I. LAIRAND. ON THE METHODS OF DENDROECOLOGICAL ANALYSIS

Рассмотрены методические вопросы дендроэкологического анализа; изучены возможности использования показателя — ширины годичного кольца как индикатора общей продуктивности деревьев и древостоев. Установлены особенности связи прироста по площади поперечного сечения с приростом по радиусу. Показано, что на ранних стадиях роста деревьев или древостоев эти показатели могут быть связаны слабо и, более того, связаны обратной зависимостью.

Со времени выхода в свет оригинальной работы Ф. Н. Шведова (1892) показатель радиального прироста нашел широкое применение для решения многих разнообразных научных задач (Битвинскас, 1974; Ловелиуć, 1979; Кайрюкштис, 1981). При использовании показателя радиального прироста в большинстве случаев негласно предполагается, что он является прямым индикатором продуктивности деревьев или древостоев. На самом деле это далеко не так, и в ряде работ показано, что более достоверным показателем продуктивности является площадь поперечного сечения годового слоя, а не его ширина (Тарасов, 1968; Гортинский, 1969; Евдокимов, 1980; Антанайтис, Загреев, 1981). Это понятно и из соображений размерности рассматриваемых величин: продуктивность деревьев и древостоев имеет размерность объема, и к ней ближе показатель площади поперечного сечения, чем линейная величина ширины годичного кольца. Площадь поперечного сечения деревьев и древостоев традиционно является основой при измерениях и изучении продуктивности лесов (Третьяков, 1957; Анализ ..., 1988). Поэтому оценить пригодность показателя ширины годичного кольца как индикатора продуктивности целесообразно по степени его связи с величиной площади поперечного сечения. Известно (Антанайтис, Загреев, 1981), что прирост по площади поперечного сечения зависит не только от прироста по радиусу, но и от величины самого радиуса. Действительно,

$$S = \pi R^2. \quad (1)$$

Дифференцируя выражение (1) по R, получим связь прироста по площади поперечного сечения и радиального прироста:

$$dS = 2\pi R dR. \quad (2)$$

Из выражения (2) видно, что при одном и том же радиальном приросте прирост по площади будет тем больше, чем больше радиус дерева, и наоборот, одна и та же по величине площадь поперечного сечения в зависимости от радиуса дерева может быть получена при различных значениях радиального прироста.

В конечных разностях выражение (2) имеет вид

$$\Delta S_t = \pi (R_t + R_{t-1}) \Delta R_t, \quad (3)$$

откуда следует, что для равенства площадей поперечного сечения годовых колец, отстоящих друг от друга на n лет, ΔS_t и ΔS_{t+n} между радиальными приростами соответствующих лет должно выполняться следующее соотношение:

$$\Delta R_t = \Delta R_{t+n}(R_{t+n} + R_{t+n-1})/(R_t + R_{t-1}), \quad (4)$$

или $\Delta R_t = \Delta R_{t+n}B$, где коэффициент B, как это видно из (4), больше единицы, т. е. через n лет тот же прирост по площади поперечного сечения обеспечивается меньшим радиальным приростом. Нам представляется, что этот факт недостаточно учитывался при дендрохронологических и дендроэкологических исследованиях вариационных рядов годичного радиального прироста.

Зависимость площади годичного кольца от радиуса дерева приводит к тому, что падение радиального прироста во времени не всегда соответствует сокращению площади поперечного сечения годичного кольца, а следовательно, и сокращению годичной продукции органического вещества. Более того, сокращению ширины годичного кольца может соответствовать увеличение его площади, вызванное ростом суммарного радиуса дерева. Действительно, дифференцируя выражение (2) по времени, найдем уравнение связи вариаций по времени площади поперечного сечения годичного кольца, радиального прироста и суммарного радиуса:

$$\frac{d}{dt}(dS) = 2\pi \left(\frac{d}{dt}(R)\, dR + R\, \frac{d}{dt}(dR) \right), \quad (5)$$

или вариация площади годичного кольца = вариация радиуса × радиальный прирост + радиус × вариация радиального прироста.

Первое слагаемое в правой части соотношения (5) всегда положительное, второе может быть отрицательным в случае падения радиального прироста во времени. Таким образом, из уравнения (5) следует, что падению во времени величины радиального прироста вполне может соответствовать увеличение прироста по площади поперечного сечения, особенно для деревьев с маленьким суммарным радиусом, т. е. молодых. В этом случае на основе анализа вариационных рядов ширины годичных колец могут быть сделаны неправильные выводы вплоть до противоположных тем, которые были бы сделаны на основе анализа рядов приростов по площади поперечного сечения.

Как две случайные величины приросты по площади поперечного сечения и радиусу связаны известным соотношением (Шмидт, 1984)

$$dS = r s_S / s_R dR, \quad (6)$$

где r — коэффициент корреляции приростов по площади поперечного сечения и радиусу, s_S и s_R — средние квадратические отклонения соответствующих рядов. При сопоставлении функционального соотношения (2) и статистического (6) получим выражение

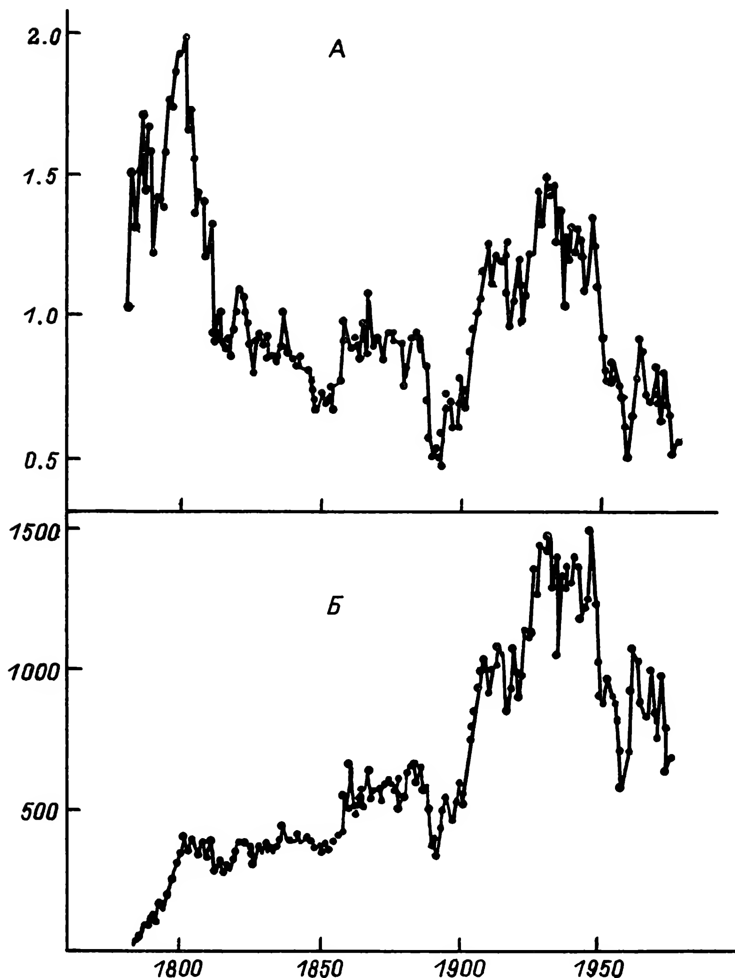
$$2\pi R = r s_S / s_R, \quad (7)$$

которое является подтверждением вывода, полученного на основе анализа соотношения (5), о том, что при малых R мала и корреляция между приростами по площади и радиусу, которая увеличивается с ростом R и, следовательно, возраста деревьев или древостоев.

Таким образом, наш анализ показывает, что на ранних стадиях роста деревьев или древостоев связь приростов по площади и по радиусу может быть слабой и, более того, обратной. С увеличением возраста деревьев и, следовательно, их суммарного радиуса связь приростов по площади и радиусу возрастает и становится достоверной.

Иллюстрацией этого являются приведенные дендрограммы (см. рисунок). Здесь мы видим, что тенденции к снижению радиального прироста древостоя на ранних стадиях роста соответствует тенденция к увеличению прироста по площади поперечного сечения. Для более поздних возрастов дендрограммы радиального прироста и прироста по площади поперечного сечения практически совпадают (см. таблицу).

Представляет интерес определение возраста деревьев и древостоев, начиная с которого корреляция приростов по радиусу и площади поперечного сечения



Радиальный прирост (*А*) и прирост по площади поперечного сечения годичного кольца (*Б*) древостоев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, расположенных в районе г. Братска (по: Лайранд и др., 1979).

По оси абсцисс — годы; по осям ординат: *А* — радиальный прирост, мм; *Б* — площадь поперечного сечения годичного кольца, мм^2.

становится достоверной. Достоверность коэффициента корреляции проверяется с помощью известного (Шмидт, 1984) соотношения по критерию Стьюдента

$$t = (1/2) \ln [(1 + r)/(1 - r)] (n - 3)^{1/2}, \qquad (8)$$

где t — значение статистики Стьюдента, n — длина вариационного ряда. Отсюда при данном t и известной длине ряда может быть определена достоверная величина коэффициента корреляции r:

$$r = [\exp (2t/(n - 3)^{1/2}) - 1]/ [\exp (2t/(n - 3)^{1/2}) + 1]. \qquad (9)$$

Суммарный радиус деревьев и древостоев во времени изменяется закономерно по S-образной кривой (Алексеев, 1988):

$$R = R_{max}/(1 + En^{-a}), \qquad (10)$$

где R_{max}, E и a — параметры зависимости, определяемые для каждого из вариационных рядов радиального прироста.

Результаты анализа связи радиального прироста (РП) и прироста по площади поперечного сечения (ППСС)

Объект	Длина временного ряда, лет	Параметры аппроксимирующей *S*-образной кривой				Возраст возникновения связи (*B*), лет	Корреляция РП и ППСС		
		a	R_{max}	E	уровень достоверности, %		весь ряд	ряд до возраста *B*	ряд после возраста *B*
Pinus sylvestris (Братск, Иркутская обл.)	194	−1.142	300	285.7	>99	60	0.04	−0.34	0.88
Picea abies (Тосно, Ленинградская обл.)	100	−1.289	150	208.1	>99	30	0.08	−0.40	0.86
Pinus sylvestris (Никель, Мурманская обл.)	328	−1.412	150	1045.0	>99	100	0.13	−0.17	0.59
Pinus sylvestris (Санкт-Петербург)	113	−1.570	200	661.8	>99	40	0.28	−0.27	0.63

Подставляя (9) и (10) в соотношение (7), получим трансцендентное уравнение относительно n — возраста деревьев и древостоев, при котором связь приростов по площади поперечного сечения и радиусу становится достоверной:

$$2\pi R_{max} s_R / s_S = (1 + E n^{-a})(A - 1)/(A + 1), \qquad (11)$$

где $A = \exp\left(2t/(n-3)^{1/2}\right)$.

В таблице приведены примеры анализа связи прироста по радиусу с приростом по площади поперечного сечения кольца для некоторых объектов. Анализировались отдельно сначала ранние, затем поздние стадии роста древостоев. Значения радиального прироста пересчитывались на соответствующую площадь годовых слоев по формуле (3). На самом деле при таком пересчете не учитывается сложность формы годичного кольца и может содержаться погрешность в определении его площади, однако эта погрешность не может сказаться на общих выводах о связи прироста деревьев и древостоев по площади поперечного сечения с приростом по радиусу.

Из данных таблицы видно, что во всех рассмотренных случаях имеет место обратная связь между годичным радиальным приростом и площадью поперечного сечения годичного кольца до определенного возраста. После наступления возраста, начиная с которого возникает достоверная связь этих величин, корреляция положительная и достаточно тесная. Для всего временного ряда корреляция радиального прироста и прироста по площади поперечного сечения не очень велика именно из-за наличия начального периода с обратной связью между изучаемыми величинами. Во всех рассмотренных случаях этот период равен приблизительно 1/3 от общей длины временного ряда.

Таким образом, радиальный прирост деревьев и древостоев является достоверным индикатором их продуктивности только с определенного возраста. Тенденция к падению радиального прироста на ранних стадиях ростового процесса часто может не сопровождаться падением прироста по площади поперечного сечения годичных колец, а следовательно, и общей продуктивности. Этот факт необходимо учитывать в дендрохронологических и дендроэкологических исследованиях во избежание ошибочных выводов и заключений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Математические модели и методы в лесном хозяйстве. Л.: Изд-во ЛТА, 1988. 88 с. — *Антанайтис В. В., Загреев В. В.* Прирост леса. М.: Лесная пром-ть, 1981. 200 с. — *Анализ* продукционной структуры древостоев. М.: Наука, 1988. 240 с. — *Битвинскас Т. Т.* Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 172 с. — *Гортинский Г. Б.* Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 33—49. — *Евдокимов В. Н.* Экологический анализ прироста хвойных в северной тайге Коми АССР (дендроклиматическое исследование): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1980. 19 с. — *Кайрюкштис Л. А.* Дендрохронология на службе индикации фоновой изменчивости климата в СССР. Докл. на советско-американском симп. «Влияние солнечной активности на климат». Вильнюс, 1981. 100 с. — *Лайранд Н. И., Ловелиус Н. В., Яценко-Хмелевский А. А.* Влияние антропогенных воздействий на прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в районе г. Братска // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1187—1196. — *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 230 с. — *Тарасов А. И.* Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями погодных условий // Лесоведение. 1968. № 2. С. 24—32. — *Третьяков Н. В.* Лесная таксация (конспект лекций). Л.: Изд-во ЛТА, 1957. 216 с. — *Шведов Ф. Н.* Дерево как летопись засух // Метеоролог. вестн. 1892. № 5. С. 163—178. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Санкт-Петербургская лесотехническая академия

Получено 6 I 1993

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3

В. П. Банникова, О. А. Хведынич, Е. А. Кравец и др. Основы эмбриогенеза злаков. — Киев: Наукова думка, 1991. 175 с.

E. V. IVANOVSKAYA. *V. P. BANNIKOVA, O. A. KHVEDINICH, E. A. KRAVETZ* ET AL. THE FOUNDATIONS OF GRASS EMBRYOGENESIS. 1991

Эмбриогенез высших растений, в частности злаков, в настоящее время — один из слабо разработанных разделов эмбриологии. Подтверждением этого является превалирующее в литературе представление об эмбриогенезе как о двустадийном процессе, включающем в себя развитие проэмбрио и эмбриона.

В последнее время при изучении эмбриогенеза более активно используются экспериментальные методы и анализ количественных параметров развивающегося зародыша с применением вариационной статистики. В связи с этим существенными представляются обобщение этих пока еще немногочисленных сведений, а также их анализ и прогнозирование наиболее перспективных направлений в изучении раннего онтогенеза. Рецензируемая монография посвящена детальному обсуждению этих проблем; сюда вошли результаты оригинальных исследований, а также обзор современных литературных данных по проблемам эмбриогенеза. Монография состоит из предисловия, четырех глав, заключения, содержит обширный, четко изложенный материал. Все главы хорошо иллюстрированы.

В предисловии показаны современное состояние проблемы эмбриогенеза у высших растений, его значение для понимания закономерностей онтогенеза растений, а также прикладные аспекты изучения развития зародыша.

К несомненным достоинствам монографии следует отнести поэтапный количественный анализ эмбриогенеза в строго контролируемых условиях, который представлен в первой главе. Такой подход позволил авторам определить скорость роста зародышей на разных этапах, а также закономерности формообразовательных процессов в ходе эмбриогенеза. Оказалось, что начало интенсивного роста зародыша пшеницы совпадает с появлением первых признаков морфологической дифференциации, замедление и прекращение его роста — с завершением органогенеза. Интересные данные были получены при сопоставлении хода эмбриогенеза у растений, развивающихся при оптимальных и отклоняющихся от оптимума температурных условиях. Установлено, что повышенные температуры приводят к увеличению скорости роста зародыша, более раннему переходу к дифференциации и сокращению общей продолжительности эмбриогенеза. При выращивании растений при пониженных температурах эти изменения имеют противоположную направленность. Впервые обнаружено, что наиболее чувствительны к действию пониженных температур зародыши в периоды интенсивного роста делением (как правило, в фазе глобулярного зародыша). В то время как количественные характеристики эмбриогенеза имеют видовую специфику, в параметрах температурочувствительности наблюдаются сортовые особенности: у холодоустойчивых сортов более резко изменяются скорость роста зародыша, темпы дифференциации и общая продолжительность эмбриогенеза. По-видимому, выявленная закономерность представляет собой один из ме-

ханизмов адаптации пшеницы к действию пониженных температур. Выделенные авторами параметры могут использоваться для скрининга сортов, различающихся по холодоустойчивости.

Во второй главе приведены данные о применении оригинальных биотехнологий, разработанных и усовершенствованных авторами для преодоления барьеров несовместимости при отдаленной гибридизации на постгамной стадии оплодотворения. Доращивание незрелых гибридных зародышей, а также получение гибридных каллусных тканей с последующей регенерацией растений позволили авторам получить не только селекционно ценные гибриды пшеницы и ржи, тритикале и ржи, но и важную информацию о природе нарушений эмбриогенеза при отдаленной гибридизации. Разработанные авторами приемы могут быть использованы в селекционной практике с целью эффективного получения ценных гибридных форм. В этих экспериментах, как и в опытах по воздействию пониженных температур, частичное или полное блокирование развития зародышей происходило в глобулярной фазе, это свидетельствует о том, что у зародышей любой стресс, связанный с внутренними или внешними воздействиями, проявляется сходно. Это дает веские основания согласиться с утверждением авторов о том, что глобулярная фаза развития зародыша является критической и определяет его дальнейшую судьбу.

В четвертой главе авторы предприняли попытку теоретического осмысления литературных и собственных данных. На основании морфологических критериев они акцентировали внимание на пяти фазах эмбриогенеза, причем интересные сопоставления морфологических и биохимических данных позволили им более глубоко обосновать предложенное разграничение фаз эмбриогенеза. Ранее в литературе отдельными авторами описывалась каждая из этих фаз, но вне связи друг с другом и с общим ходом эмбриогенеза. Поэтому основной заслугой авторов рецензируемой работы является систематизация всего процесса эмбриогенеза и расположение предложенных фаз в определенном иерархическом порядке. На основе прежде всего собственных данных авторам удалось установить относительную продолжительность каждой фазы эмбриогенеза, показать их прогрессивное удлинение в ходе этого процесса и определить значение каждой из фаз для формирования зародыша. Наиболее существенным представляется анализ авторами глобулярной фазы эмбриогенеза, которая рассматривалась ранее как период, когда зародыш состоит из популяции однотипных клеток, априори предполагалось также, что в этом периоде происходит изменение генетической программы зародыша при переходе к видимому морфогенезу. Развивая традиции киевской школы эмбриологов растений, авторы подтвердили, что глобулярная фаза неоднородна: в ходе этой фазы митотическая активность клеток изменяется и резко активизируется к концу фазы, что приводит к изменению формы зародыша: из типично радиально-симметричного он становится грушевидным. Все это позволило авторам сделать логическое и обоснованное предположение, что в течение глобулярной фазы происходит замена дифференцирующих митозов воспроизводящими, а следовательно, в глобулярной фазе зародыш у злаков представлен несколькими субпопуляциями клеток, детерминированных по-разному.

Несмотря на очевидные достоинства монографии, хочется обратить внимание на некоторые недостатки. Авторы предложили интересные теоретические положения, однако для подтверждения их фундаментальности следует расширить исследования, привлекая растения с иными типами эмбриогенеза. Книга значительно выиграла бы от более глубокого сравнительного анализа зиготического и соматического эмбриогенеза. К сожалению, в монографии эти исследования представлены только в виде систематизированной сводки литературных данных.

В целом монография представляет несомненную ценность для биологов разной специализации, интересующихся проблемами раннего онтогенеза. По широте подхода к изучению проблемы эмбриогенеза и фактическому материалу она

является полезной книгой, содержащей необходимые базовые данные для исследования развития зародышей на разных уровнях его организации.

Е. В. Ивановская

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 26 VIII 1991

УДК 019.941 :0 02.01 : 582.594.2

Другими глазами (рецензия на рецензию) (М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. Орхидеи нашей страны. — М.: Наука, 1991. 223 с.)

V. N. GLADKOVA. WITH ANOTHER EYES (A REVIEW OF A REVIEW) (M. G. VACHRAMEEVA, L. V. DENISOVA. S. V. NIKITINA, S. K. SAMSONOV. ORCHIDS OF OUR COUNTRY. 1991)

Книга московских авторов, посвященная северным орхидеям — объекту повышенного интереса любителей природы, привлекла большое внимание читателей. В ней рассказывается об особом мире этих растений, их строении, жизненном цикле, ритмах сезонного развития в разных природных условиях, симбиотических отношениях с грибами, особенностях уникального опыления, истории культуры, обсуждаются вопросы их охраны.

В № 12 Ботанического журнала за 1992 г. на эту книгу была опубликована рецензия Л. В. Аверьянова. Суровость этой рецензии поубавила у читателей желание прочесть книгу. Как в каждой книге, в ней есть досадные огрехи и неточности, и многие замечания Л. В. Аверьянова, специалиста-орхидолога, владеющего наиболее современным материалом по орхидным, вполне справедливы. Отдавая должное его эрудиции, хочется все же отметить чрезмерную резкость его критики и концентрацию внимания на досадных оговорках, стилистических неточностях, неаккуратном цитировании и других погрешностях, не выправленных редакторами. В самом деле, трудно предположить, что авторы книги, опытные ботаники, не знают, что завязь является частью цветка (конечно, это просто оговорка, что ясно из дальнейшего текста), что движущей силой эволюции, по Дарвину, является естественный отбор, а не «героические усилия, прилагаемые орхидеями» к совершенствованию своих цветков (конечно, это авторская метафора). Можно было не подвергать критике отсутствие в книге об орхидных умеренной зоны некоторых морфологических характеристик тропических орхидей. Мне не показалось столь уж неуместным, данным исключительно «для раздувания объема книги» изложение сведений о разнообразии ландшафтов нашей страны, они в дальнейшем используются при сопоставлении числа видов орхидных на разных широтах, в лесной и степной зонах, в горах и на равнинах, да и занимают эти сведения в книге всего полстраницы текста. А сильно критикуемая в рецензии глава 3 о жизненном цикле орхидей, их размножении и микоризе, написанная в значительной мере на основе многолетних личных наблюдений авторов, с моей точки зрения, читается с большим интересом.

Справедливо критикуется рецензентом разнобой в описательной терминологии в книге. Однако в русской научной литературе нет установившихся канонов в отношении многих терминов для описания орхидных, и этим обстоятельством могут быть оправданы некоторые терминологические вольности авторов. А в повествовательном тексте, адресованном массовому читателю, вполне допустимо (не в смысле терминов) употребление разных вариантов описания признаков

(прямостоячие и вверхторчащие лепестки, скрученная или закрученная завязь и пр.).

Мне вполне понятна эмоциональность авторов, вызвавшая раздражение у рецензента. Восторженностью грешат многие книги об орхидеях (кроме, конечно, сухих систематических трактатов), поскольку в самих этих растениях есть высшее совершенство, наводящее на мысль о боге-творце, и его имя (deus-dei) действительно звучит в русском их названии — орхидеи, хотя этимологически вольный перевод «произошедшие от бога», безусловно, неверен.

Рецензент, как нам кажется, подошел к этой книге как к систематической монографии, тогда как на самом деле это научно-популярное произведение, в котором вполне допустимы некоторые художественные вольности и пространные рассуждения.

Между тем книга, несмотря на имеющиеся неточности, дает хорошее цельное представление об интереснейшей группе растений, их своеобразной, скрытой от наших глаз жизни. Здесь собраны сведения почти обо всех орхидных, встречающихся в наших широтах. Почти все описания видов проиллюстрированы (кроме плохих, отмеченных в рецензии Л. В. Аверьянова, в ней много и хороших рисунков, а также немало неплохих воспроизведений слайдов). Главное в том, что книга пробуждает интерес и любовь к природе, заставляет задуматься о хрупкости природы и ответственности человека за ее сохранность.

Прочесть эту книгу очень полезно!

В. Н. Гладкова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 VI 1993

CONTENTS

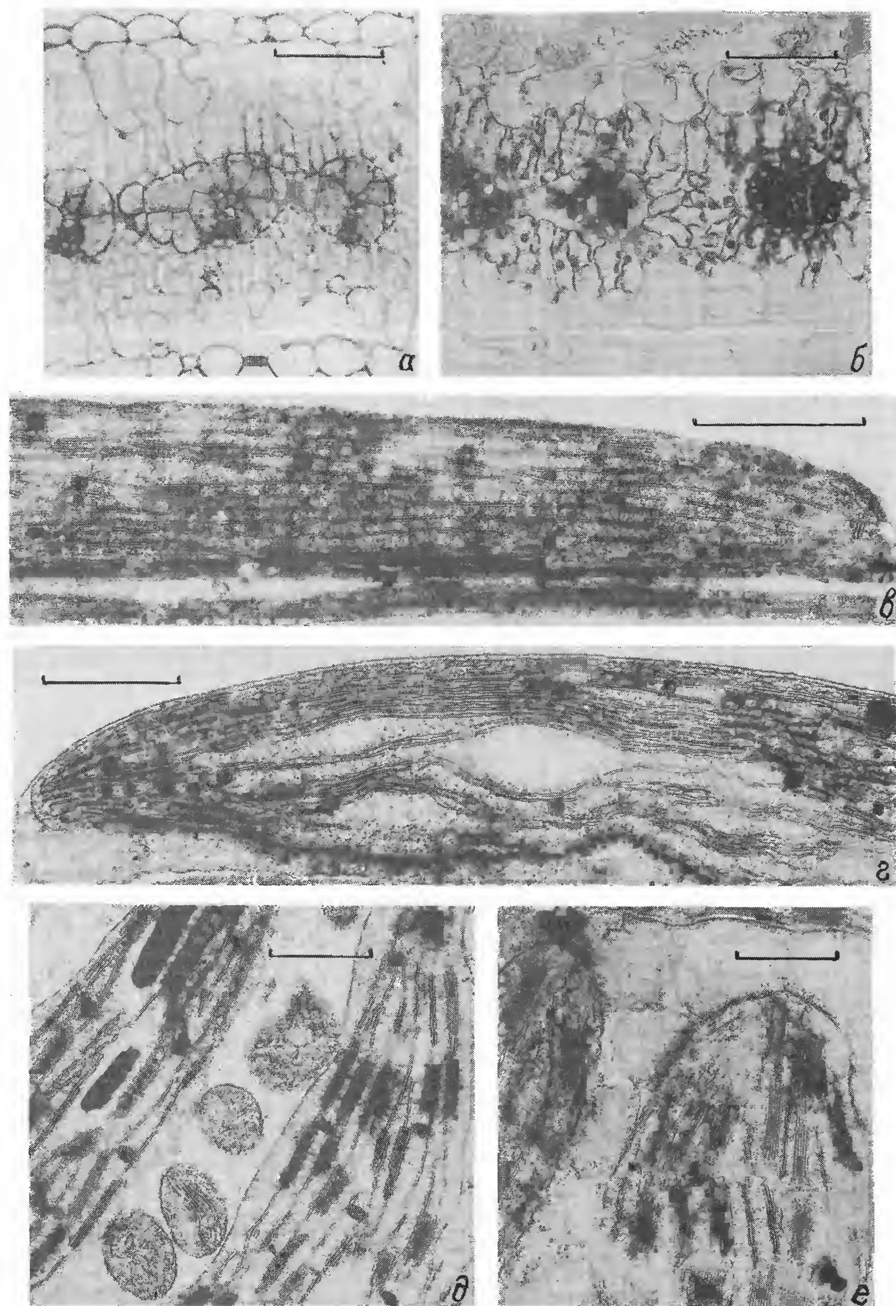


Таблица I. Структура листа у видов рода *Atriplex* в разных экологических условиях.

Фрагменты поперечного среза листа: *а* — *A. centralasiatica* (3860 м), *б* — *A. dimorphostegia* (200 м); фрагменты хлоропластов: *в* — мезофилла, *д* — обкладки у *A. centralasiatica*; *г* — мезофилла, *е* — обкладки у *A. dimorphostegia*. Масштабная линейка: *а*, *б* — 100; *в*, *г* — 1; *д*, *е* — 0.5 мкм.

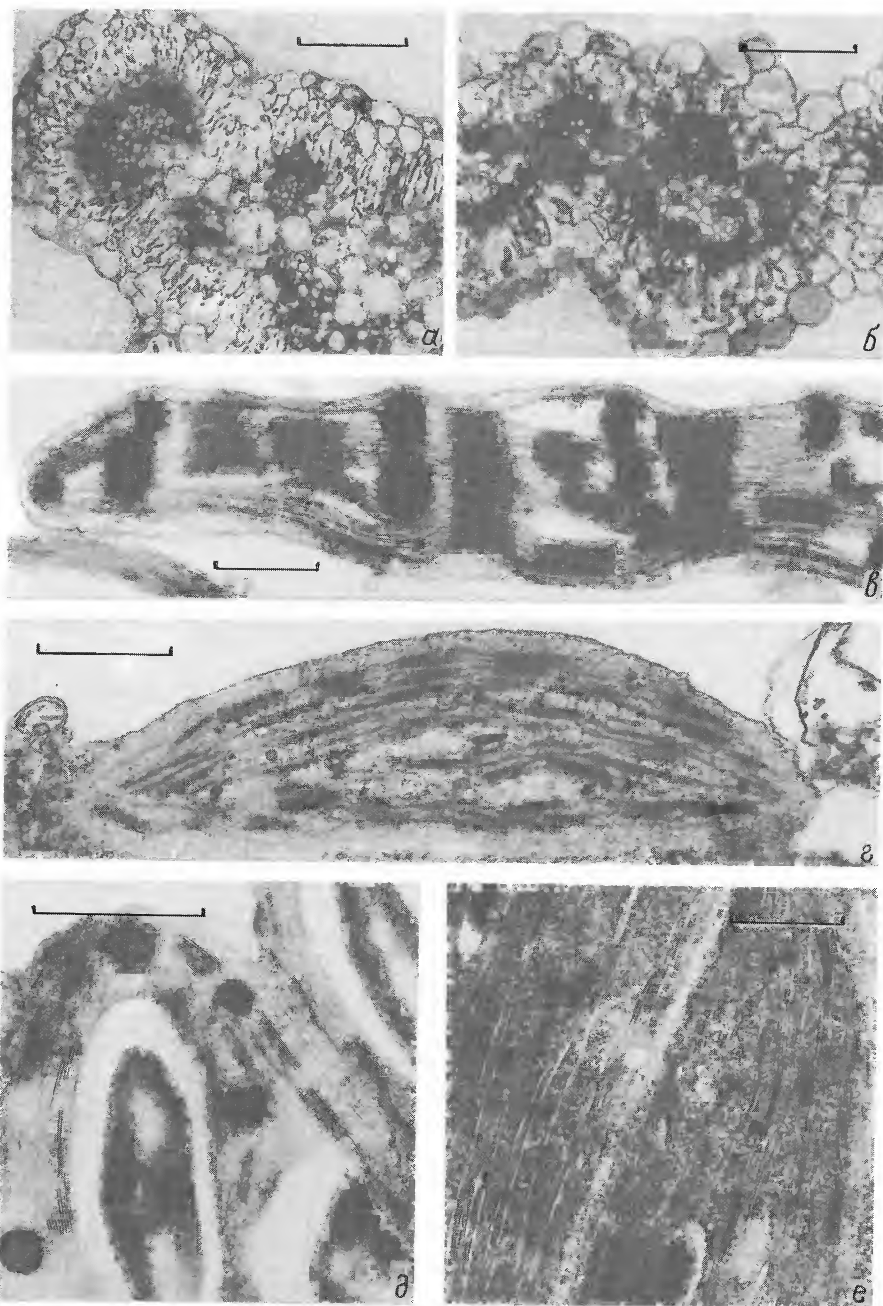


Таблица II. Структура листа у *Kochia prostrata* в разных экологических условиях.

а, б — поперечный срез листа (*а* — Западный Памир, 2300 м; *б* — Кызыл-Кумы, 300 м); фрагменты хлоропластов: *в* — мезофилла, *д* — обкладки (Западный Памир, 2300 м); *г* — мезофилла, *е* — обкладки (Кызыл-Кумы, 300 м). Масштабная линейка: *а, б* — 100; *в, е* — 0.5; *г, д* — 1 мкм.

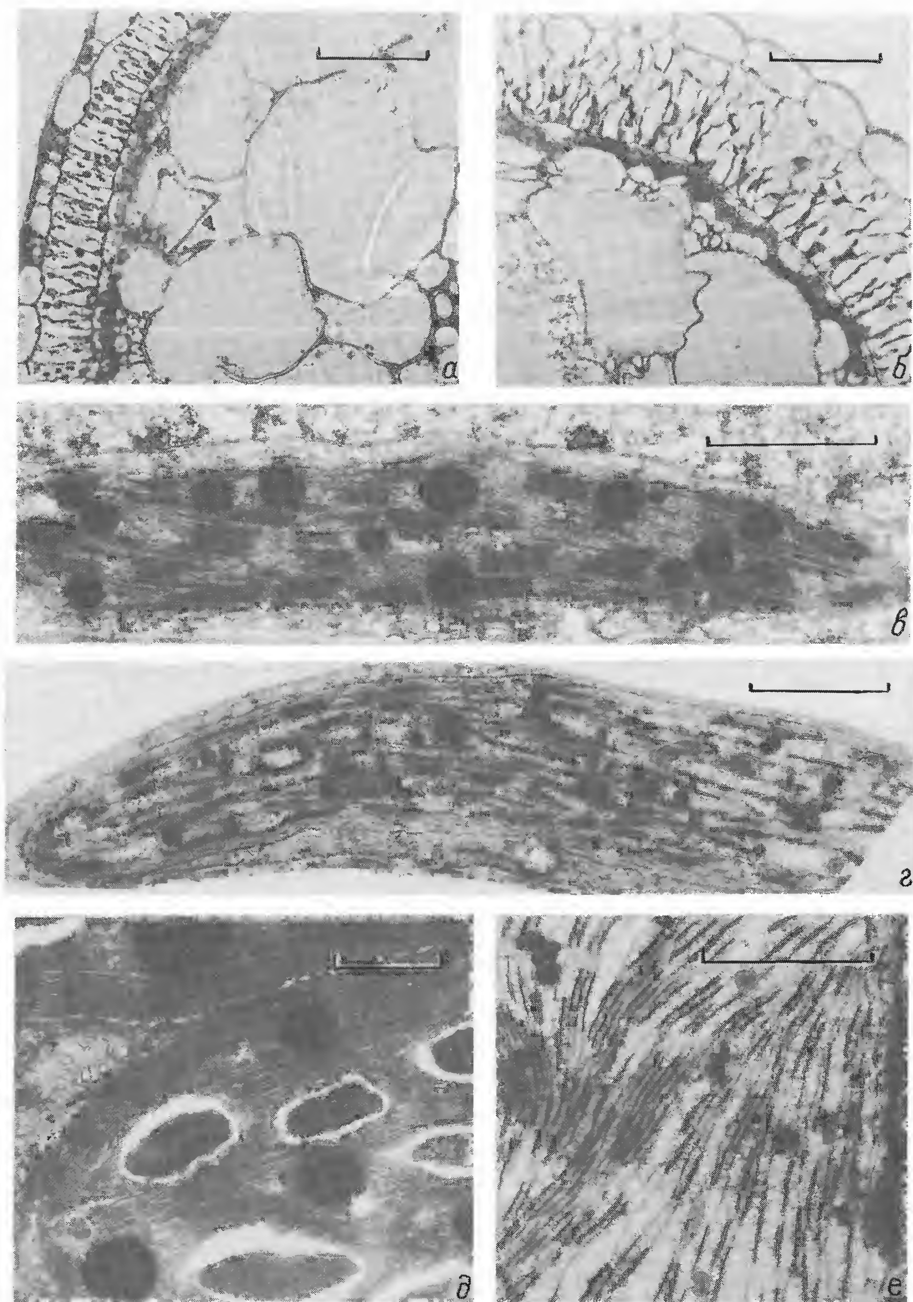


Таблица III. Структура листа у *Salsola australis* в разных экологических условиях.

а, б — поперечный срез листа (*а* — Западный Памир, 1800 м; *б* — Восточный Памир, 3860 м); фрагменты хлоропластов: *в* — мезофилла, *д* — обкладки (1800 м); *г* — мезофилла, *е* — обкладки (3860 м). Масштабная линейка: *а, б* — 100; *в, г, е* — 1; *д* — 0.5 мкм.

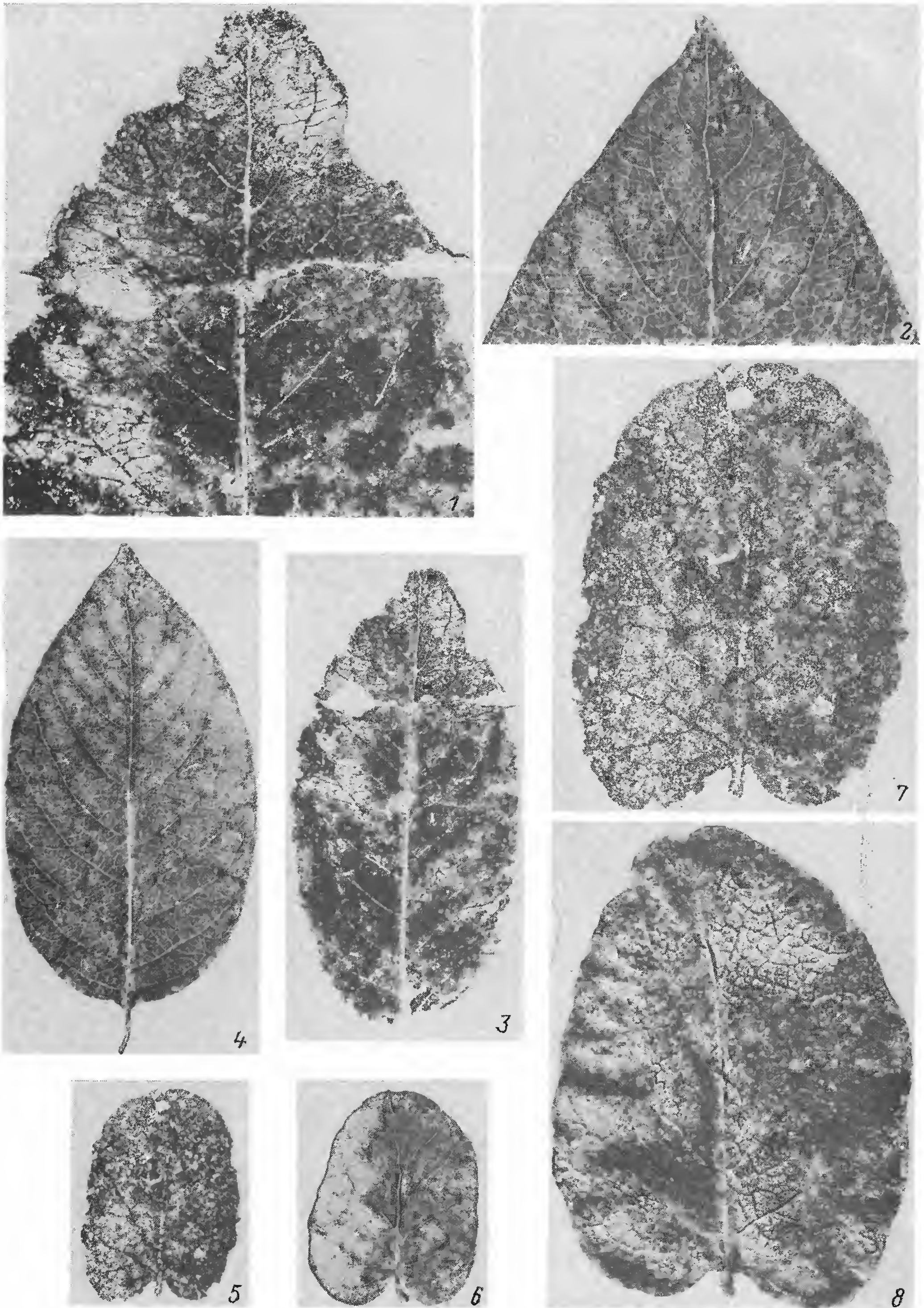
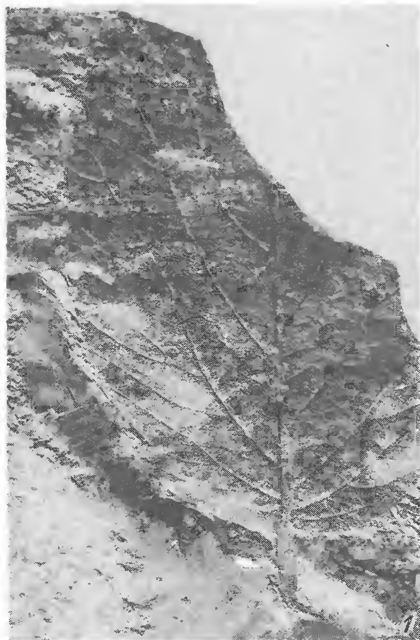


Таблица I. *Lonicera caucasica* (*1—4*), *L. iberica* (*5—8*).

1, *3*, *5*, *7* — ископаемые листья (*1*, *3* — образец 30-1038; *5*, *7* — 30-Shm/452); *2*, *4*, *6*, *8* — современные листья [краткие этикетки (БИН РАН): *2*, *4* — Армения, Сисианский р-н, VII 1947, П. Д. Ярошенко; *6* — Дагестан, VI 1961, Н. Н. Цвелев; *8* — Армения, IX 1966, И. А. Грудзинская]. *1*, *2*, *7*, *8* — × 2.







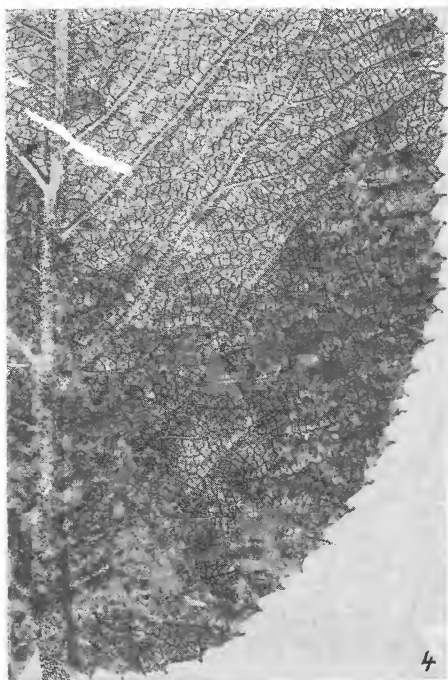


Таблица II. *Viburnum lantana.*

1, 3 — ископаемый лист (образец 30-D/506); *2, 4* — современные листья [краткие этикетки (БИН РАН): *2* — Austria, Dörfler, 3742; *4* — A. Humboldt, 584]. *3, 4* — × 2.

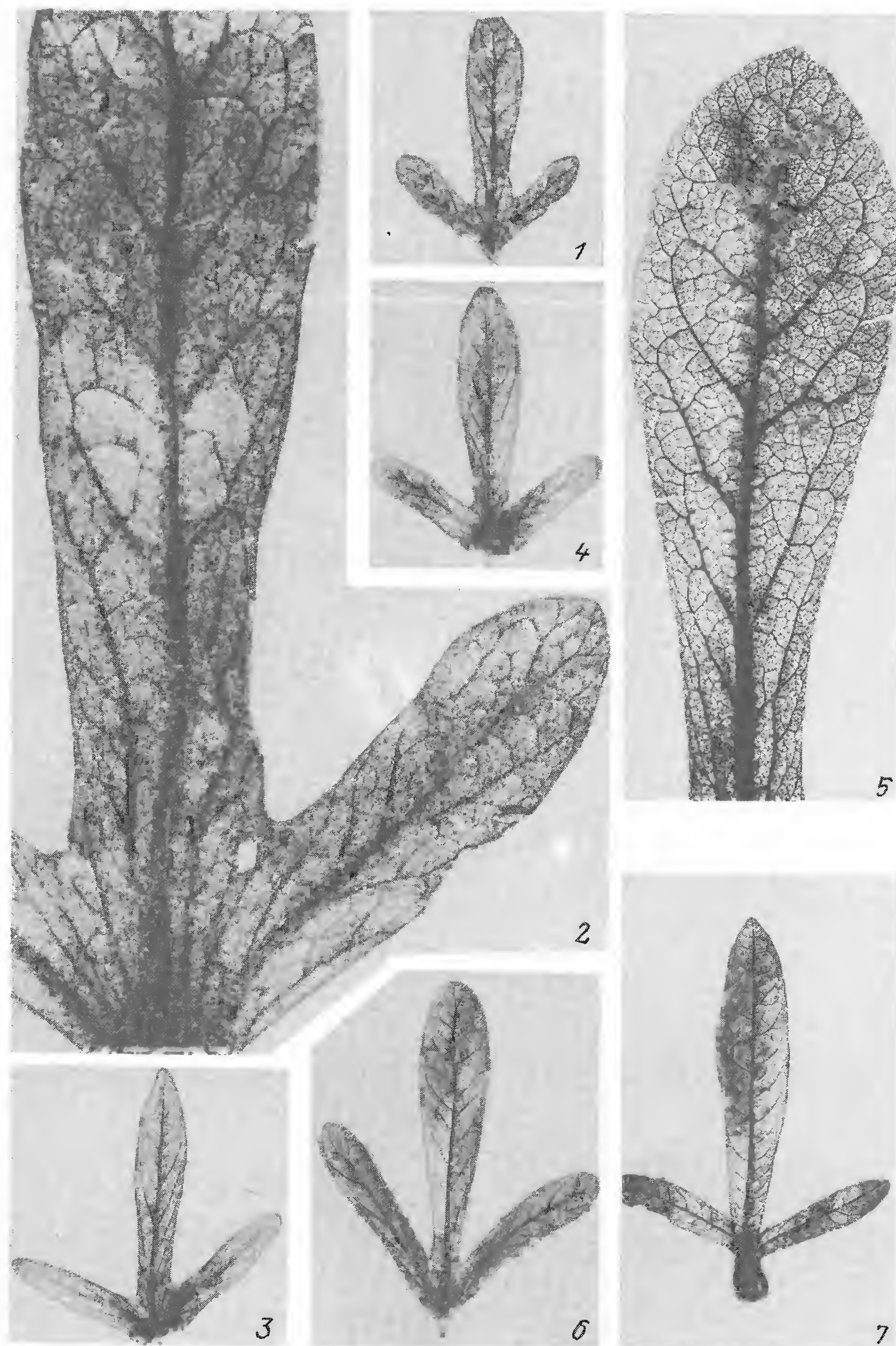


Таблица I. Плоды *Alfaropsis roxburghiana* (*1—6*) и *Engelhardia apoensis* (*7*).

1 — заднее крыло, × 1, Szechuan, Omei San, 1938, N 1564, C. Y. Chio et C. S. Fan; *2* — то же, фрагмент, × 3; *3* — заднее крыло, × 1, Hong-Kong, 1971, N 12086, Shiu Ying Hu; *4* — плод с крылом, × 1, Hong-Kong, VII 1874, N 7483, Hance; *5* — средняя лопасть крыла, × 3, Hainan, 21 VII 1927, N 15739, Tsang Wai Tan; *6* — заднее крыло, × 1, Tonkin, VII 1887, Balansa; *7* — плод с задним и передним крыльями, × 1, Island of Mindanao, Todaya, IX 1909, N 11744, Elmer.

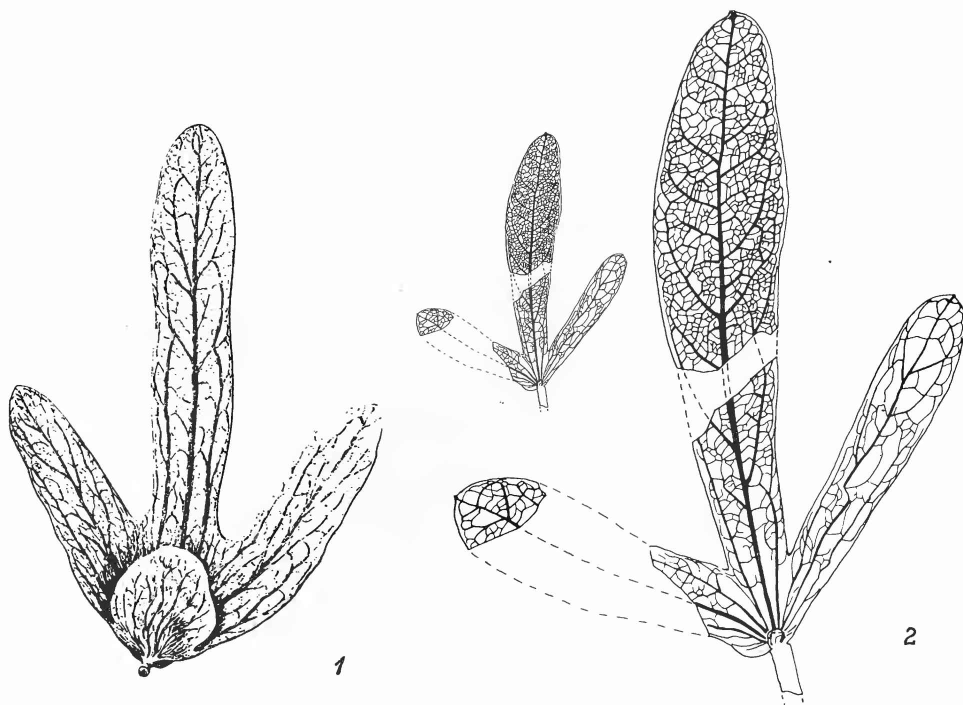


Таблица II.

1 — Oremunnea pterocarpa (De Candolle, 1914); *2 — Alfaropsis koreanica*, лектотип, верхний олигоцен, Yong-pukdong, Kogenvon (Tanai, Uemura, 1983).

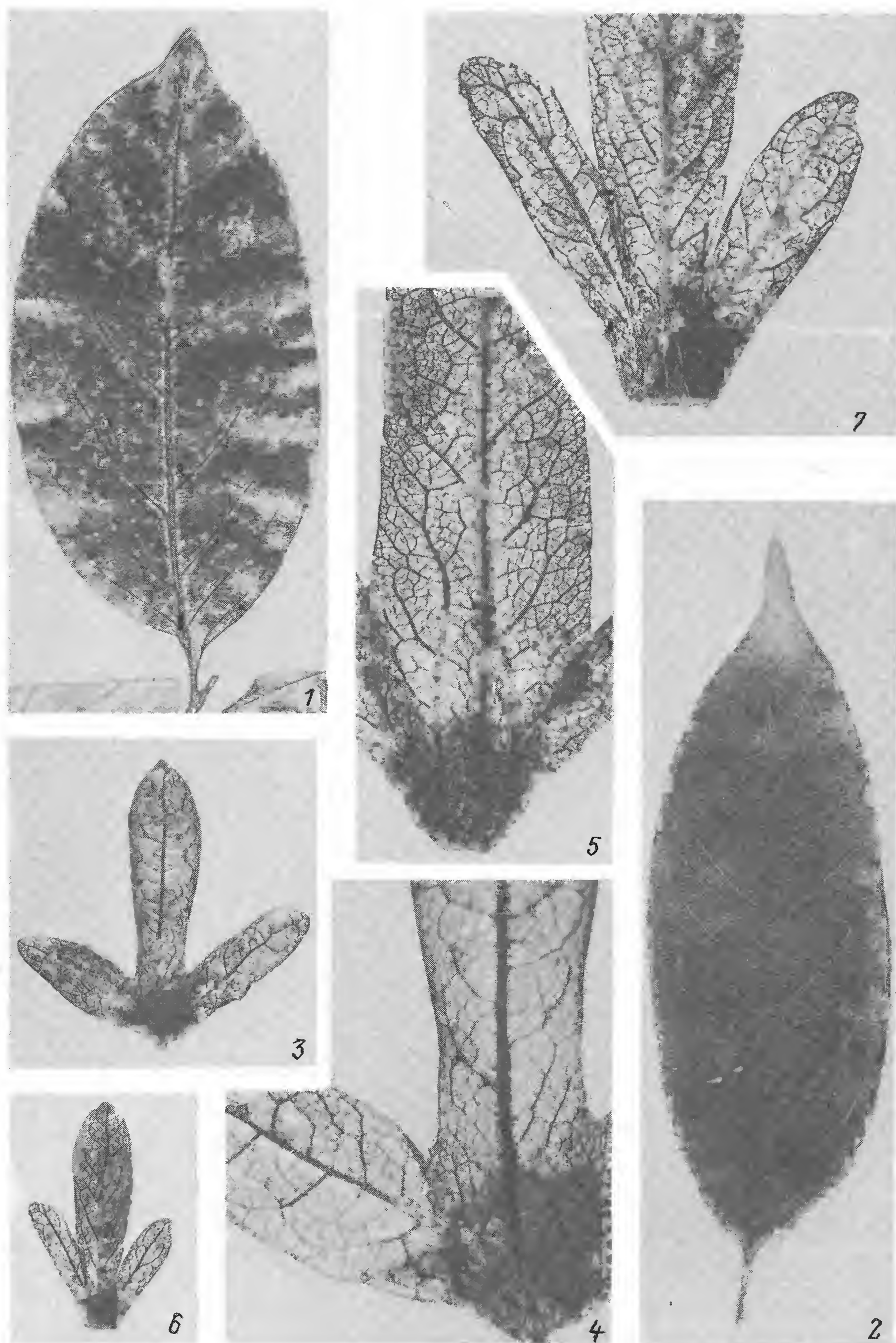


Таблица III. Листочки *Alfaropsis roxburghiana* (*1*, *2*) и плоды *Engelhardia* (*3—7*).

1 — Kwangtung, 1932, N 21098, Tsang Wai Tan, × 1; *2* — Hainan, 1933, N 1497, Lau S. K., × 1; *3* — *Engelhardia spicata*, заднее крыло, × 1; Вьетнам, 30 X 1960, N 1894; *4* — то же, деталь, × 5; *5* — *E. spicata*, заднее крыло, × 3, Assam. Simons; *6* — *E. colebrookiana*, заднее крыло, × 1, NE India, Herb. Royle; *7* — то же, деталь, × 3.

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 10.